# DAS HYPOPYGIUM DER DOLICHOPODIDEN (DIPTERA): HOMOLOGIE UND GRUNDPLANMERKMALE

von

HANS ULRICH

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 5
1974

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

## BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

---

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

---

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 5, 1974

Preis DM 15

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn 1, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

# DAS HYPOPYGIUM DER DOLICHOPODIDEN (DIPTERA): HOMOLOGIE UND GRUNDPLANMERKMALE

von

HANS ULRICH

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 5
1974

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

## Inhalt

# I. Einleitung

Die vorliegende Arbeit behandelt Skelett und Muskulatur der männlichen Genitalien von 5 Dolichopodidenarten und soll einen Beitrag zur Homologisierung der Teile des Dolichopodiden-Hypopygiums liefern. Gleichzeitig soll versucht werden, ein Bild vom mutmaßlichen Grundplan dieses Organkomplexes innerhalb der Familie zu entwerfen. Am konkreten Beispiel der zu behandelnden Vertreter werden einige Autapomorphien zutage treten, die einen ersten, wenn auch noch unvollständigen Eindruck von den möglichen Abwandlungen des Hypopygs in dieser Dipterenfamilie vermitteln können.

Die männlichen Genitalien der Gattung *Dolichopus*, die frei liegen und besonders auffallend entwickelt sind, erregten schon frühzeitig das Interesse der Wissenschaft. Die erste detaillierte Beschreibung des Hypopygs einer Art gab De Geer (1776, S. 195—197, Taf. 11—12). Auch die Verwertung des Genitalapparats für die Systematik innerhalb der Familie reicht bis in die Anfänge der Dolichopodidenforschung zurück. Macquart (1827) unterschied zwischen Gattungen mit fadenförmigen und solchen mit lamellenförmigen Genitalanhängen (Cerci). Haliday (1832) gründete sein Subgenus (heute Genus) *Hypophyllus* auf ein Merkmal des Hypopygs. Loew, auf dessen grundlegende Arbeiten das heutige System der Familie wesentlich zurückgeht, berücksichtigte die Form der Anhänge und die Stellung des Hypopygs als Ganzes zum Praeabdomen, gleichwertig neben Merkmalen des übrigen Körpers, bei der Gattungsdiagnose (1857 und spätere Arbeiten) und bei der Charakterisierung der Arten (z. B. 1850). Die Ergiebigkeit dieser Strukturen für die Belange der Taxonomie wurde demnach von den Bearbeitern dieser Familie früher erkannt als in den meisten anderen Teildisziplinen der Insektensystematik.

Um so mehr muß es verwundern, daß auf die Frage nach der Homologie der Teile des Dolichopodiden-Hypopygiums mit denen der Genitalien anderer Dipterenfamilien bisher keine befriedigende Antwort gefunden wurde, obwohl jenes seit Snodgrass (1904) und Wesché (1906) wiederholt Gegenstand in größerem Rahmen vorgenommener vergleichend-morphologischer Untersuchungen war.

Der Mißerfolg der bisherigen Bemühungen hat vermutlich zwei Ursachen. Zum ersten haben sich die Dolichopodiden im Bau ihres Hypopygiums offensichtlich so weit vom Grundplan der Brachyceren entfernt, daß der Versuch, die Teile durch unmittelbaren Vergleich mit primitiven Genitalstrukturen, etwa der Rhagioniden und Tabaniden, zu homologisieren, kaum zu einem gesicherten Ergebnis führen kann. Läßt man die Möglichkeit, das Problem über vergleichend-ontogenetische Untersuchungen anzugehen, außer acht, so bleibt nur der Weg der Homologisierung in kleineren Schritten, indem versucht wird, das Hypopygium der Dolichopodiden auf entsprechende Strukturen der nächstverwandten Familie, der Empididen, zurückzuführen und diese ihrerseits an die bekannten Bauverhältnisse primitiver Brachyceren anzuschließen. Diesen Weg ist keiner der bisherigen Autoren gegangen; Bährmann (1966) allerdings kam ihm nahe und hätte ihn wohl weiter verfolgt, wenn er seine morphologischen Untersuchungen zu diesem Thema fortgesetzt hätte.

Die zweite Ursache der bisherigen Schwierigkeiten ist in einer ungünstigen Wahl der Studienobjekte zu sehen. Seit De Geer stand stets *Dolichopus* mit seinem besonders auffälligen und reich gegliederten Genitalapparat im Vordergrund des Interesses, und das Hypopygium dieser Gattung wurde bis in die neueste Zeit (Buchmann 1961, Bährmann 1966) als vermeintlicher Grundtyp innerhalb der

Familie an den Anfang aller Erörterungen gestellt. *Dolichopus* ist auch die einzige Gattung, von deren Genitalmuskulatur eine Beschreibung vorliegt (Bährmann 1966). Erst Negrobov ging von der bisherigen Übung ab und behandelte (1971; Negrobov & Stackelberg 1971) die vergleichende Morphologie des Dolichopodiden-Hypopygiums, ohne dabei eine bestimmte Gattung als Beispiel in den Vordergrund zu stellen. Offensichtlich erkannte er, daß *Dolichopus* nicht geeignet ist, als Ausgangspunkt für genitalmorphologische Studien in dieser Familie zu dienen. Tatsächlich besteht Grund zu der Annahme — die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit bestätigen es —, daß *Dolichopus* im Bau seines Hypopygs weit vom Grundplan entfernt ist, und daß andere Gattungen diesem wesentlich näher kommen. Die Homologisierungsbemühungen müssen deshalb bei einem anderen Vertreter beginnen, besser bei mehreren, indem von jedem nur die als plesiomorph erkannten Merkmale für den Vergleich mit den Empididen herangezogen werden, während die festgestellten Autapomorphien nur im Rahmen eines Vergleichs innerhalb der Familie von Interesse sind.

Aus den vorstehenden Überlegungen ergibt sich der Arbeitsplan für unser Vorhaben. Die Untersuchung des Hypopygiums zweier Empididenarten (Ulrich 1972) hatte der Homologisierung der Teile im Grundplan der Empididen zu dienen, und in der vorliegenden Arbeit soll nun der Anschluß des Hypopygs der Dolichopodiden an das der Empididen versucht werden.

Erst wenn Klarheit über die Homologie der Teile gewonnen ist und die Bewertung der Merkmale im Einzelfall als plesiomorph oder apomorph feststeht, kann in späteren Arbeiten versucht werden, die Abwandlungen innerhalb der Familie für das System der Dolichopodiden nutzbar zu machen. Zu diesem Zweck werden möglichst eingehende und zwangsläufig zeitraubende Untersuchungen an einer Vielzahl von Gattungen und Arten nötig sein. Die vorliegende Arbeit ist nur ein Anfang auf diesem Weg. Mehrere Veröffentlichungen, die in die gleiche Richtung weisen, und zahlreiche Arbeiten mit guten Abbildungen, die sich ebenfalls für dieses Vorhaben werden verwerten lassen, sind bereits in der Literatur zu finden. Als neuere, reich illustrierte Publikationen zu diesem Thema verdienen diejenigen von Buchmann (1961) und Negrobov & Stackelberg (1971) besondere Beachtung.

Auf einige Fragen, die mir für das Verständnis des Aufbaus des Dolichopodiden-Hypopygiums wesentlich erscheinen, fand ich in der bisherigen Literatur keine Antwort. Beispielsweise war nirgends eine präzise Angabe darüber zu finden, mit welchem Teil des Genitalapparats das unpaare mediane Gebilde zusammenhängt, das seit Stackelberg (1930) als „Appendix dorsalis" oder „Dorsalanhang" bezeichnet wird — ein Punkt, der für die Homologisierung dieses Teils sowohl innerhalb der Familie als auch im Vergleich mit anderen Dipteren wichtig ist. Zur Frage, an welcher Stelle und wie die Cuticula des Aedeagus sich auf die der Genitalkammerwand fortsetzt, bietet die Literatur ebenfalls keine befriedigende Auskunft; auch die vorliegende Arbeit kann darauf noch keine erschöpfende Antwort geben. Das stets vorhandene, wenn auch unterschiedlich geformte Hypandriumapodem, das sich im Laufe der Untersuchungen als wertvoller Bezugspunkt für die Homologisierung der Teile erwiesen hat, scheint von keinem der früheren Autoren als das Produkt einer Einfaltung erkannt worden zu sein; in den meisten Fällen wird es weder erwähnt noch abgebildet. Allgemein wurde bei den bisherigen Beschreibungen wenig Wert darauf gelegt, das Hypopygium als Hohlkörper des Cuticularskeletts zu verstehen, das einen lückenlosen Überzug einer stellenweise gefalteten Körperoberfläche bildet. In der vorliegenden Arbeit soll auf diese Betrachtungsweise stärkeres Gewicht gelegt werden, was vor allem in den Abbildungen zum Ausdruck kommen dürfte.

Von funktionsmorphologischen Überlegungen soll, wie bisher (1972), weitgehend abgesehen werden, zumal ich über keine in diesem Sinne verwertbaren Lebendbeobachtungen verfüge. Die von Bährmann (1966) angewandte Methode der Beobachtung mit Chloroform betäubter Tiere, die ersatzweise weiterhelfen könnte, wurde nicht in Anspruch genommen. Ein Versuch, die Bewegungsmöglichkeiten allein auf Grund der an totem Material gewonnenen Befunde zu erörtern, müßte sich in den meisten Fällen auf vage Vermutungen beschränken, denn eindeutig abgrenzbare Gelenke, wie sie durch die Ausbildung einer schmalen Membranzone zwischen in sich starren Skleriten gegeben sein können, sind beim Dolichopodiden-Hypopygium selten; eine um so größere Bedeutung für die Bewegung der Teile kommt offensichtlich der schwer zu erfassenden elastischen Verformbarkeit innerhalb sklerotisierter Flächen zu.

Über die angewandte Methode ist für diese Arbeit im wesentlichen dasselbe zu sagen wie für die vorhergehende zur Morphologie des Empididen-Hypopygiums. Das Material bildeten in allen Fällen in Alkohol konservierte Tiere. Ein Teil der Objekte wurde in Kalilauge mazeriert und diente zur Untersuchung des Skeletts; andere wurden für das Studium der Muskulatur unter Alkohol seziert, wobei gleichzeitig die zuvor gewonnenen Ergebnisse zur Skelettmorphologie nachgeprüft werden konnten (Näheres zur Sektionstechnik bei Ulrich 1971).

Auf die Anwendung der histologischen Methode (Schnittserien-Rekonstruktion) wurde auch diesmal verzichtet. Sie hätte zwar die Arbeit in mancher Hinsicht erleichtern, ungewisse Aussagen absichern und die Untersuchung mancher feinerer Strukturen überhaupt erst ermöglichen können. Mit der technischen Vorbehandlung des Materials ist die histologische Arbeitsweise aber wesentlich zeitaufwendiger als die der Sektion, und sie wird unwirtschaftlich, wenn die vergleichende Untersuchung von mehreren Arten vorgesehen ist. Es erschien deshalb ratsam, nur diejenigen Strukturen zu berücksichtigen, die sich mit Hilfe der Sektion untersuchen lassen.

Die Auswahl der Untersuchungsobjekte richtete sich einerseits nach technischen Gesichtspunkten, indem möglichst große und leicht zu beschaffende Arten bevorzugt wurden. Um andererseits Fehlerquellen zu begegnen, die sich aus nicht erkannten Autapomorphien einer Teilgruppe der Familie ergeben könnten, wurde Wert darauf gelegt, daß die zu behandelnden Vertreter möglichst breit über das System der Dolichopodiden gestreut sind und nach derzeitiger Auffassung (Robinson 1970) verschiedenen Unterfamilien angehören.

Die folgenden Arten wurden untersucht:

*Sciapus platypterus* (Fabricius) (Sciapodinae),

*Neurigona quadrifasciata* (Fabricius) (Neurigoninae),

*Argyra auricollis* (Meigen) (Diaphorinae),

*Rhaphium ensicorne* Meigen (Rhaphiinae),

*Dolichopus ungulatus* (Linnaeus) (Dolichopodinae).

Ergänzend wurde auch *Hypophyllus obscurellus* (Fallén) (Dolichopodinae) in die Studien einbezogen. Es zeigte sich, daß das Hypopygium dieser Art in der Muskulatur und in den mir wesentlich erscheinenden Merkmalen des Skeletts so weit-

gehend mit dem von *Dolichopus ungulatus* übereinstimmt, daß sich seine Behandlung im Rahmen dieser Arbeit erübrigt.

Da von jeder der berücksichtigten Gattungen nur eine Art untersucht wurde, kann in den nachfolgenden Abschnitten auf die ausdrückliche Nennung der Artnamen verzichtet werden. Es ist selbstverständlich, daß Angaben, die unter Gattungsnamen stehen, sich nur auf die jeweils untersuchte Art beziehen können. Die Frage, inwieweit apomorphe Merkmale einzelner Vertreter Autapomorphien der Art, der Gattung oder größerer systematischer Einheiten sind, muß noch offen bleiben.

Bei der Beschreibung des Hypopygium-Skeletts empfiehlt es sich, jede der 5 untersuchten Arten gesondert zu behandeln. Unter diesen erscheint *Argyra auricollis* für eine Einführung am geeignetsten, da sich bei ihr die wenigsten Merkmale finden, die nach den bisher gesammelten Erfahrungen als Autapomorphien bewertet werden müssen. Deshalb soll diese Art an den Anfang der Beschreibungen gestellt werden; in den übrigen Fällen wird es dann genügen, auf Abweichungen gegenüber *Argyra* hinzuweisen. Allerdings darf das Hypopygium von *Argyra* nicht als Modell für den Grundplan der Familie mißverstanden werden. Erst am Ende der Beschreibungen wird ein Versuch angebracht sein, die plesiomorphen Merkmale, die teils bei dieser, teils bei einer anderen Art verwirklicht sein können, zu einem hypothetischen Bild vom Grundplan der Familie zusammenzufügen. Wenn das Skelett des Hypopygiums aller 5 Vertreter bekannt ist, wird es möglich sein, die Muskulatur und das 8. Segment für die untersuchten Arten gemeinsam zu behandeln.

Auf eine Wiedergabe aller Überlegungen, die zur Homologisierung und Benennung der Skeletteile des Hypopygs im Einzelfall geführt haben oder dafür geltend gemacht werden können, soll aus Gründen der Platzersparnis verzichtet werden. Allgemein sei nur erwähnt, daß sowohl von konstanten Bezugspunkten des Cuticularskeletts (z. B. Aedeagus, Analöffnung, Hypandriumapodem) als auch von den räumlichen Beziehungen der Muskeln zueinander und zum Skelett ausgegangen wurde und von beiden Seiten her, unter Vergleich der 5 Arten untereinander und mit den früher untersuchten Empididen, ein in sich widerspruchsfreies Bild vom Skelettmuskelsystem beider Familien zusammengestellt wurde. Ob dieses hypothetische Bild in allen Punkten richtig ist, wird sich erst später zeigen, wenn eine größere Zahl von Einzeluntersuchungen aus beiden Familien vorliegt. Ich glaube jedenfalls, daß es zur Zeit am besten geeignet ist, auf einfache Weise (principle of parsimony, Griffiths 1972) die vorliegenden Befunde verständlich zu machen.

Die vor kurzem erschienene Arbeit von Griffiths (1972) über das männliche Postabdomen der Cyclorrhaphen, in der auch grundsätzliche Fragen zum Bau des Hypopygs der Empididen und Dolichopodiden diskutiert werden, veranlaßt mich, von der Terminologie van Emdens & Hennigs (1956), die ich bisher (1972) bevorzugte, teilweise abzugehen und anstelle des Ausdrucks „Gonopoden" die von Snodgrass (1957) vorgeschlagene und von Griffiths übernommene Bezeichnung „Parameren" zu gebrauchen. Entsprechend übernehme ich auch die Termini „Basimer" und „Telomer" für das proximale und das distale Glied dieses Anhangspaars (bisher „Gonocoxit"

und „Gonostylus"). Ich schließe mich Griffiths auch insofern an, als ich den von ihm eingeführten Ausdruck „Periandrium" für den Skleritkomplex verwende, den ich (1972) als Produkt einer Verschmelzung von Epandrium und Basimeren („Gonocoxiten") deutete. Die Frage, ob tatsächlich eine Verschmelzung morphologisch ungleichwertiger Sklerite (oder, richtiger, ein Verlust membranöser Differenzierung und damit einer erkennbaren Grenze zwischen diesen) vorliegt, oder ob das Epandrium reduziert ist und die Basimeren allein das Periandrium bilden, wie Griffiths annimmt, soll als noch ungeklärt offengelassen werden.

## II. Zu den Abbildungen

Die Abbildungen sind nach Art von Tafeln am Schluß der Arbeit (S. 48—60) zusammengestellt. Ein Verzeichnis der benutzten Abkürzungen findet sich unmittelbar davor, auf S. 46—47. Bei allen Zeichnungen zu ein und derselben Art wurde der gleiche Maßstab angewandt. Dieser ist deshalb für jeden Vertreter nur einmal angegeben.

Die ersten Abbildungen zu jeder Art (Abb. 1—3, 15—16, 25—27, 36—37 und 49) geben das Hypopygium in Außenansicht wieder, teilweise zusammen mit den vorhergehenden Segmenten. Sklerite sind in diesen Figuren weiß, Membranen punktiert dargestellt. Bei Seitenansicht entspricht die Orientierung etwa der Lage, die die Teile in Ruhestellung am Tier einnehmen. Die morphologischen Hauptebenen des Hypopygiums weichen davon ab: bei Ansicht von rechts (Abb. 1, 16, 25, 36, 37, 49) liegt seine Dorsalseite links unten, seine Ventralseite rechts oben im Bild. Das Cranialende des Hypopygs ist vom Cranialende des Tieres abgewandt und liegt im Bild links bis links oben.

Die Mehrzahl der Abbildungen zeigt Hypopygium-Fragmente, die durch Halbieren mittels eines median geführten Schnitts und eventuell zusätzliches Abtragen einzelner Teile entstanden zu denken sind, stets von der eröffneten Seite betrachtet (Medialansichten). Meistens ist die linke Hälfte dargestellt; Zeichnungen der rechten Hälfte werden nur gegeben, wenn Asymmetrie im Skelett oder in der Muskulatur demonstriert werden soll. Der Aedeagus mit den ihm unmittelbar benachbarten Teilen kann von der Halbierung ausgenommen sein (Abb. 4, 39). Zwei Figuren zeigen Aedeagus und Samenspritze allein, aus dem Hypopygium herauspräpariert (Abb. 57, 58). Das 8. Abdominalsegment (Abb. 8—9, 14, 34—35, 43, 48, 54—56, 65) ist aus gleicher Richtung betrachtet wiedergegeben wie die linke Hypopygiumhälfte in den vorhergehenden Figuren, also von rechts, bezogen auf die Hauptebenen des Tieres und des Hypopygs; seine dem Betrachter zugewandte Seite ist die morphologische Dorsalseite. Für die Medialansichten der linken Hypopygiumhälfte wurde die gleiche Orientierung gewählt wie für die lateralen Außenansichten von rechts; die morphologische Dorsalseite des Hypopygs ist demnach im Bild links unten zu suchen.

Bei der Darstellung der Hypopygium-Fragmente und des 8. Segments ist von der Cuticula teils die Innenseite, teils die Außenseite zu sehen. Die sichtbaren Flächen der Außenseite sind durch Schraffur kenntlich gemacht. Auch hier sind die Membranen durch Punktierung von den sklerotisierten Flächen unterschieden.

Für die Abbildungen 4—14, 17—24, 28—35, 38—48 und 50—65 gilt deshalb:
Sklerit-Innenseite weiß,
Sklerit-Außenseite einfach schraffiert,
Membran-Innenseite einfach punktiert,
Membran-Außenseite schraffiert und punktiert.
Anschnitte der Cuticula schwarz bzw. stark konturiert.

Bei der Endophalluswand wurde nur im Bereich der Samenspritze, nicht dagegen im Verlauf durch den Aedeagus, zwischen sklerotisierten und membranösen Bezirken unterschieden. Ihre sichtbare, dem Endophalluslumen zugewandte Fläche wurde der besseren Übersichtlichkeit halber wie die Cuticula-Innenseite dargestellt, obwohl sie korrekterweise als Außenseite aufgefaßt werden muß.

Borsten und Haare sind nicht abgebildet. Ein haarähnlicher Besatz des Dorsalanhangs von *Neurigona* (Ab. 37—39) ist teilweise eingezeichnet.

## III. Skelett des Hypopygiums

### A. *Argyra auricollis* (Meigen)

Außenansicht lateral: Abb. 1

Außenansicht ventral: Abb. 3

Außenansicht caudal: Abb. 2

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 4—7

Die sklerotisierten Teile des Proctiger sind ringsum durch eine Membran (MPr) gegen das 9. Segment abgegrenzt. Zu unterscheiden sind ein unpaares ventrales Sklerit, das vielleicht dem Sternit des 10. Segments gleichzusetzen ist (Proctigersternit, SPr), und paarige Anhänge (C), die den Cerci der Empididen und anderer orthorrhapher Brachyceren homolog zu sein scheinen (Abb. 1, 2, 5).

Das Homologon des Proctigersternits bei *Empis* bezeichnete ich (1972) als „zweites ventrales Proctigersklerit" (2. P). Entgegen meiner damaligen Auffassung nehme ich heute an, daß dieses Sklerit allein dem „ventralen Proctigersklerit" (P) von *Wiedemannia* homolog ist. Das „erste ventrale Proctigersklerit" (1. P) von *Empis* gehört vermutlich nicht dem Proctiger, sondern der vorausgehenden Intersegmentalregion an.

Teile des 9. Segments, und zwar das Periandrium und die craniale Region des Hypandriums (in dieser Arbeit als „Prohypandrium", PH, bezeichnet), sind zu einem einheitlich sklerotisierten Körper, der Genitalkapsel (Kap), verschmolzen (Abb. 1—3). Die Antero- und Ventromedianpartie der Kapsel dürfte dem Hypandrium (9. Sternit), der größte Teil der Lateralflächen den Paramer-Basalgliedern (Basimeren, BM) zuzuordnen sein. Wo die Grenze zwischen beiden liegt, ist ungewiß. Ob auch das Epandrium (9. Tergit) an der Bildung der Genitalkapsel beteiligt ist — am wahrscheinlichsten wäre dies für die an die Membran MPr angrenzende Zone (E?) —, hängt von der noch unentschiedenen Frage nach der Homologie des Periandriums ab.

Griffiths (1972) nimmt an, daß das Epandrium bei den Empididen, Dolichopodiden und Cyclorrhaphen zurückgebildet und das Periandrium demnach allein den Basimeren homolog ist; für seine Theorie sprechen vor allem ontogenetische Befunde an *Eucalliphora*. Für die entgegengesetzte Vermutung, daß das Epandrium am Aufbau dieses Sklerits beteiligt ist, läßt sich bei *Empis* die — allem Anschein nach plesiomorphe — Lage der hinteren Ansatzstelle des medialen dorsalen Längsmuskels des 8. Segments anführen (Ulrich 1972, Muskel 10). Bei den Dolichopodiden hat das mutmaßliche Homologon dieses Muskels (Muskel 10 der vorliegenden Arbeit) seinen hinteren Ansatz verlagert; es kann deshalb in diesem Fall zur Frage nach der Homologie der Skeletteile nichts beitragen.

Das 8. Segment (Abb. 2, Sternit S 8) und die Öffnung (Foramen, For, Abb. 7) zwischen diesem und dem 9. Segment befinden sich asymmetrisch auf der linken Seite der Genitalkapsel.

Die Genitalkapsel trägt verschiedene teils bewegliche, teils starre Anhänge. Im lateralen Bereich sind 4 unterschiedlich entwickelte Fortsätze zu unterscheiden (Abb. 1, 4): ein apikaler (TM), der an seiner Basis elastisch abgebogen werden kann, von einem Muskel bewegt wird und offenbar das Telomer verkörpert, ein apikodorsaler (BFad) und ein apikoventraler (BFav), die mit der Genitalkapsel vergleichsweise starr zusammenhängen und vermutlich Differenzierungen des Basimers darstellen, und eine Vorwölbung der ventralen Kante des Basimers (BFv). Fortsätze in apikoventraler und ventraler Lage finden sich auch bei anderen Dolichopodiden; ihre Homologie mit denen von *Argyra* ist nicht in jedem Fall sicher. Der ventrale Fortsatz trägt oft in charakteristischer Weise zwei Börstchen und ist insoweit bei verschiedenen Vertretern der Familie als homologe Bildung zu erkennen (Negrobov & Stackelberg 1971). Das Vorhandensein eines apikodorsalen Fortsatzes bei *Argyra* ist eine Autapomorphie.

Ein unpaarer ventromedianer Fortsatz der Genitalkapsel (OH, Abb. 1) ist der Caudalregion des Hypandriums gleichzusetzen, die als „Opisthypandrium" bezeichnet werden soll. Sein freistehender distaler Abschnitt (OHdi, Abb. 3) ist auf der ganzen Ventral- und Lateralfläche sklerotisiert. Im proximalen Abschnitt (OHpr) tritt in der Lateralfläche eine Membran auf (Abb. 6), und die Sklerotisierung zieht sich zunehmend auf die Ventralseite zurück. Das Sklerit des Opisthypandriums wird also proximad flacher und kann infolgedessen in der Nähe des Übergangs in die Genitalkapsel elastisch in Dorsoventralrichtung verbogen werden (Hebung und Senkung des Opistho- gegenüber dem Prohypandrium). Die Membran der Lateralfläche bildet eine Falte (Hypandriumfalte, HFa), die ventral am Übergang in die geschlossene Genitalkapsel verstreicht. Vielleicht entspricht diese Falte dem primären Einschnitt zwischen Hypandrium und Basimer, der weiter cranial infolge der Verschmelzung beider Teile zurückgebildet ist. Ihre funktionelle Bedeutung besteht in dem Bewegungsspielraum, den sie dem Opisthypandrium gegenüber der Genitalkapsel bietet. Die Dorsalwand des Opisthypandriums ist zu einer Rinne eingesenkt, deren Auskleidung im distalen Teil sklerotisiert ist (Hypandriumrinne, HR, Abb. 2, 4, 6) und

proximal in eine Membran, die der inneren Genitalkammer (s. unten), übergeht. Die Innenfläche der Hypandriumrinne liegt der der Lateral- und Ventralwand an und ist mit ihr verkittet. so daß in diesem Bereich die Leibeshöhle zurückgebildet ist.

Die Genitalkammer (Abb. 4, Ki und Ke) ist eine tiefe Einbuchtung der Posteroventralseite der Genitalkapsel mit teils membranöser, teils sklerotisierter Auskleidung. Ihr cranialer Teil soll als „innere" (Ki) vom caudalen Teil, der „äußeren Genitalkammer" (Ke), unterschieden werden. Die Wandflächen beider Teile gehen nicht unmittelbar ineinander über, sondern sind durch eine Faltenbildung gegeneinander abgesetzt.

Die Auskleidung der inneren Genitalkammer ist membranös ohne eingelagerte Sklerite. Ihr Boden geht caudal in die sklerotisierte Hypandriumrinne über. Ihre linke und rechte Seitenwand sind an einer Stelle miteinander verwachsen (schwarze Fläche in Abb. 4 und 5); ein offensichtlich apomorphes Merkmal, das den anderen untersuchten Dolichopodiden abgeht.

Die äußere Genitalkammer ist ventral offen und hat dementsprechend keinen Boden. Ihre Seitenwand wird von den Medialflächen der Basimeren (Ke), ihr Dach vom Proctigersternit und benachbarten Bezirken gebildet. Im ventralen Bereich findet sie in der Membranfalte HFa (Abb. 6) ihre craniale Begrenzung.

Entlang der Grenze zwischen innerer und äußerer Genitalkammer verläuft eine schmale sklerotisierte Zone, die jederseits vom Opisthypandrium ausgeht und dort, in ihrem ventralen Abschnitt, als Hypandriumarm (HA, Abb. 2, 5, 6) bezeichnet werden soll. Dieser geht dorsal in die Hypandriumbrücke (HBr) über, die cranial vom Proctigersternit die Mediane überquert und die Verbindung mit dem Hypandriumarm der Gegenseite herstellt. Von der Übergangszone zwischen Arm und Brücke ist ein lamellenförmiges Apodem, das Hypandriumapodem (HAp), craniad eingefaltet. Die Einfaltung ist bei *Argyra* leicht als solche zu erkennen, da ihre beiden Blätter am Übergang in die Genitalkammerwand auseinanderklaffen. Deshalb kann zwischen dieser und dem lateralen Blatt des Apodems bei der vorliegenden Art keine scharfe Grenze gezogen werden. Die Wirkung am Apodem inserierender Muskeln wird durch den Hypandriumarm auf das Opisthypandrium übertragen, wodurch es zu dessen oben erwähnter Hebung oder Senkung kommt. Wahrscheinlich ist der Hypandriumarm ein Derivat des 9. Sternits. Inwieweit dies auch für die Brücke und die Übergangszone mit dem Apodem gilt, ist ungewiß; für den medianen Teil der Brücke ist die Zugehörigkeit zur folgenden Intersegmentalregion wegen seiner Lage caudal von den euphallischen Teilen wahrscheinlicher.

Das Homologon der Hypandriumbrücke dürfte bei den Empididen in dem Bereich zu suchen sein, den ich (1972) bei *Empis* als „erstes ventrales Proctigersklerit" (1. P), bei *Wiedemannia* als „sklerotisierte Dorsalfläche des Hypandriums" bezeich-

nete. Auch das Hypandriumapodem ist bei den beiden (1972) untersuchten Empididen wiederzufinden; bei *Wiedemannia* wurde es nicht erwähnt, aber abgebildet (Abb. 24 und 26, Insertionsfläche von Muskel 3). Da nicht bekannt ist, ob entsprechende Bildungen auch bei anderen Familien vorkommen, muß offen bleiben, ob eine Synapomorphie der Empidoidea oder einer größeren Verwandtschaftsgruppe vorliegt. Ob die Hypandriumapodeme den „aedeagal apodemes" (Bonhag 1951) von *Tabanus* oder dem unpaaren „Hypandrialapodem" (Salzer 1968; hypandrial apodeme, Griffiths 1972) cyclorrhapher Fliegen homolog sind, kann beim gegenwärtigen Stand des Wissens nicht beurteilt werden.

Zwischen dem lateralen Blatt des Hypandriumapodems und der Basis von Telomer und apikoventralem Fortsatz besteht eine durchgehend sklerotisierte Verbindung (Zugplatte, ZPl, Abb. 6). Dieser Skleritbezirk der Genitalkammerwand spielt als Insertionsfläche eines Muskels eine Rolle bei der Bewegung des Telomers. Durch seine Vermittlung ist auch ein Einfluß der Muskeln des Hypandriumapodems auf die Stellung des Telomers zu erwarten.

Nach ihrer Lage und Funktion scheint die Zugplatte dem „Processus longus" oder „bacilliform sclerite" cyclorrhapher Brachyceren zu entsprechen. Die in dieser Hinsicht bestehenden Parallelitäten sind vielleicht eine Stütze für die Richtigkeit der Auffassung Griffiths' (1972), der die „Paralobi" oder „Surstyli" der Schizophoren mit den Telomeren des Dipteren-Grundplans homologisiert.

Während die innere Genitalkammer eine Einstülpung der Körperwand in Cranialrichtung darstellt, ist der Dorsalanhang (Appendix dorsalis, Stackelberg 1930) (Ad, Abb. 2, 4) eine entgegengesetzt gerichtete Ausstülpung der Oberfläche zwischen Hypandriumbrücke und innerer Genitalkammer. Dieser Anhang, eine Synapomorphie der Familie oder einer ihrer Teilgruppen, bildet den besonders ausgeprägten dorsalen Abschnitt der Stufe zwischen der Wand der äußeren und der der inneren Kammer; seine Ventralfläche geht ohne Grenze in Dach und Seitenwände der inneren Kammer über. Bei *Argyra* ist er teils membranös, teils sklerotisiert; im Innern enthält er keine Muskulatur. Der Dorsalanhang ist eine konvergente Bildung zum Epiphallus cyclorrhapher Brachyceren; ob er diesem homolog ist, hängt von der noch unbeantworteten Frage ab, ob er eine Differenzierung der Hypandriumbrücke oder des Aedeagus ist (s. unten).

Der Aedeagus (Ae, Abb. 4) liegt in Ruhe in der inneren Genitalkammer und der Hypandriumrinne verborgen. Er ist doppelwandig. Seine Außenwand ist im gekrümmten proximalen Abschnitt dorsal membranös und ermöglicht dadurch eine schwache Beugung und Streckung. Die innere Wandschicht bildet den Endophallus (EPh, Abb. 5), ein Rohr, in dem das Ejakulat befördert wird und das an der Aedeagusspitze im Phallotrema (PhTr) nach außen mündet. (Die Zweischichtigkeit kommt in Abb. 5 nur im proximalen Abschnitt dorsal zum Ausdruck, da die Schichten sich an den übrigen Stellen anliegen.)

Von der Anheftungsstelle der Wand der inneren Genitalkammer aus ist der Aedeagus rückwärts verlängert (AeV). Ob er in diesem Bereich

ebenfalls zweischichtig ist oder nur aus der Endophalluswand besteht, konnte bei keiner der untersuchten Dolichopodiden ermittelt werden und wird sich ohne Zuhilfenahme der histologischen Methode vermutlich auch nicht ermitteln lassen. Die Tatsache, daß sein Querschnitt und der Grad der Sklerotisierung nach äußerem Augenschein unverändert bleiben, spricht vielleicht für die Beteiligung beider Schichten an diesem Abschnitt. Es wäre denkbar, daß die Genitalkammerwand follikelartig eingesenkt ist und der Aedeagus von der Tiefe des Follikels ausgeht. Dann müßte in diesem Bereich eine dritte Schicht, die Follikelwand, vorhanden sein. Eine solche konnte nicht nachgewiesen werden; sollte sie aber sklerotisiert und mit der Aedeagus-Außenwand verkittet sein, so wird sie sich auf dem Wege der Sektion auch nicht nachweisen lassen.

Am Ende der rückwärtigen Verlängerung befindet sich die Samenspritze, die aus der Vesica (V), einer Erweiterung mit großenteils membranöser Wand, und dem Ejakulationsapodem (EjAp) besteht. Zwischen diesem und der sklerotisierten Ventralwand der Vesica besteht ein syndetisches Gelenk (GEj), das eine rotierende Bewegung des Apodems in der Sagittalebene ermöglicht. Wird das freie Apodemende durch Muskelzug vom Aedeagus abgebogen, so wird die Membran der Vesica auf der dem Gelenk gegenüberliegenden Seite zusammengestaucht und das Lumen der Samenspritze verengt (Ejakulation). Bei den übrigen untersuchten Dolichopodiden und bei *Empis* (Ulrich 1972) herrschen im Grundsätzlichen die gleichen Verhältnisse. Hier wie dort sitzt der Ductus ejaculatorius (Dej, Abb. 10) einer Durchbohrung der Apodembasis (Gonoporus, GP, Abb. 5) auf.

Wie die Samenspritze bei *Wiedemannia* aufgebaut ist und funktioniert, ist noch unbekannt. Der von mir (1972) als Ejakulationsapodem (EjAp) gedeutete, größtenteils membranöse Körper an der Basis des Aedeagus von *Wiedemannia* muß wahrscheinlich mit der ganzen Samenspritze (Vesica + Ejakulationsapodem) homologisiert werden.

Auf Grund der Aussagen Buchmanns (1961) und Bährmanns (1966), die sich auf Cole (1927) berufen, kann leicht der unzutreffende Eindruck entstehen, das Apodem wirke bei den Dolichopodiden wie eine „Kolbenstange" („piston"), die in Richtung ihrer Längsachse in die Vesica hineingestoßen wird. Die betreffende Äußerung Coles steht im allgemeinen Abschnitt seiner Arbeit und bezieht sich sicher nicht auf die Dolichopodiden, zumal der Verfasser gleichzeitig betont, daß dieser Mechanismus höchstens auf einen Teil der Dipteren zutreffen kann; bestimmte Familien nennt er in diesem Zusammenhang nicht. Übrigens berichtet Cole an dieser Stelle offenbar nicht über eigene Beobachtungen, sondern er zitiert lediglich eine verbreitete Meinung, die sich vom Beispiel cyclorrhapher Brachyceren herleitet. Auch die Darstellung Weschés (1906) von der Wirkungsweise der Samenspritze bei *Dolichopus* kann nicht bestätigt werden. Ein „pad" („Stoßkissen", Buchmann 1961), das den Gonoporus bei bestimmter Stellung des Apodems verschließt, existiert offensichtlich nicht, und die Richtung der am Apodem inserierenden Muskelfasern ist anders, als Wesché in seiner Fig. 50 angibt. Im Zusammenhang mit der falschen Darstellung des Faserverlaufs ist Wesché eine Verwechselung zwischen der Ruhestellung („normal position") und derjenigen, die sich bei Kontraktion des Muskels ergibt, unterlaufen.

Die sklerotisierte dorsale Wandfläche der Vesica ist starr mit einer Apophyse der Hypandriumbrücke verwachsen, die die Form eines dickwandigen, englumigen Rohres hat (Aedeagus-Stützrohr, SR, Abb. 4). Dadurch erhält der Aedeagus eine stabile Verankerung am Dach der Genitalkammer. Bei seiner Erektion (Protrusion) muß die Hypandriumbrücke sich infolge der starren Verbindung mitbewegen, wobei vermutlich das Gelenk zwischen ihr und dem Proctigersternit gebeugt wird.

Unsicherheit besteht noch hinsichtlich der Lage der ursprünglichen Aedeagusbasis. Bei *Empis* (s. Ulrich 1972, Abb. 4 und 10) schließt der Aedeagus (Ae) mit seiner dorsalen Basis unmittelbar an die Hypandriumbrücke (1. P) an, mit der er eine starre sklerotisierte Einheit bildet. Bei *Argyra* liegt zwischen den beiden Teilen eine umfangreiche, großenteils membranöse Falte, die vom Dorsalanhang und dem Dach der inneren Genitalkammer gebildet wird, und es stellt sich die Frage, ob diese Falte eine Differenzierung der Brücke oder des Aedeagus ist. Unabhängig davon, wie die Antwort auf diese Frage ausfallen mag, kann man annehmen, daß das Aedeagus-Stützrohr und seine Verwachsung mit der Vesica eine Neuerwerbung (Synapomorphie) der Dolichopodiden ist, durch die der Aedeagus sekundär die feste Verankerung an der Hypandriumbrücke erhält, die er an der Oberfläche durch die Entwicklung ausgedehnter Membranen verloren hat.

## B. *Rhaphium ensicorne* Meigen

Außenansicht lateral: Abb. 16

Außenansicht ventral: Abb. 15

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 17—20 (linke Hälfte); 23 (rechte Hälfte)

*Rhaphium* unterscheidet sich in der Form seines Hypopygs erheblich von *Argyra*. Dies ist ohne weiteres aus den Abbildungen ersichtlich, auf die deswegen verwiesen werden kann. Im folgenden sollen nur einige Punkte erwähnt werden, die mir wesentlich erscheinen, und solche, für deren Verständnis die Abbildungen allein nicht ausreichen.

Die ventrale Körperwand ist im Bereich des Hypandriums zweimal um 180° umgeschlagen (Abb. 17), einmal (proximale Umschlagstelle, Upr) in Richtung auf das Cranialende des Hypopygs, einmal (distale Umschlagstelle, Udi) in entgegengesetzter Richtung. Dadurch ist die Caudalregion des Hypandriums in die Genitalkammer versenkt. Die proximale Umschlagkante dürfte der bei *Argyra* festgestellten biegsamen Zone an der Grenze zwischen Pro- und Opisthypandrium entsprechen. Entlang jeder der beiden Umbiegungskanten ist eine schmale Membranzone ausgebildet; dadurch kommt es zur vollständigen Abgliederung eines Sklerits, das dem proximalen Teil des Opisthypandriums gleichgesetzt werden kann (OHpr). Die

Einsenkung im ventromedianen Bereich des Hypandriums ist eine Apomorphie, die den übrigen untersuchten Dolichopodiden fehlt, aber nach Negrobov & Stackelberg (1971) auch bei anderen *Rhaphium*-Arten, *Tachytrechus* und *Ludovicius* vorkommt. Man kann sie als medioventrale Fortsetzung der Einsenkung der äußeren Genitalkammer auffassen, die bei *Rhaphium* um die Ventralseite herumläuft, während sie bei anderen Vertretern und im Grundplan der Familie vor Erreichen der ventralen Mittellinie verstreicht. Das Sklerit OHpr von *Rhaphium* bildet die direkte Fortsetzung der Seitenwand (Ke, Abb. 18) und damit den hier ausnahmsweise vorhandenen Boden der äußeren Genitalkammer. Auch die Ausbildung einer proximalen und einer distalen Membranzone, die zur vollständigen Abgliederung des Sklerits geführt hat, ist offensichtlich apomorph.

Unmittelbar an die distale Umschlagkante anschließend ist eine Leiste (HL, Abb. 18) eingefaltet. Diese kann als gemeinsamer Ausläufer des linken und des rechten Hypandriumapodems (HAp) aufgefaßt werden, die an dieser Stelle ineinander übergehen. Die Linie, entlang welcher das Apodem eingefaltet ist (Invaginationsspalt, IHAp), ist nämlich auf jeder Seite entlang der Umschlagkante ventrad verlängert (unterbrochene Linie) bis zur ventralen Mittellinie, wo sie sich mit der der Gegenseite vereinigt.

Eine in sich starre Einheit bildet der Skleritkomplex, der aus der Distalregion des Opisthypandriums (OHdi), den Hypandriumarmen (HA), den Apodemen (HAp), deren Verbindungsleiste (HL) und der dickwandigen cranialen Region der Hypandriumbrücke (HBr, oberster der 3 Hinweisstriche in Abb. 18) besteht. Seine besondere Festigkeit verdankt er nicht zuletzt der ventromedianen Vereinigung der Hypandriumapodeme. Er umschließt ringförmig die zentralen Teile des Kopulationsapparats (Abb. 17, Ad, Ki und Ae) und ist entlang der Umschlagkante Udi gegenüber dem Sklerit OHpr beweglich.

Die Hypandriumbrücke (HBr, Abb. 18) ist sehr breit und kann auf ihrer großen Fläche vermutlich elastisch verbogen werden. Eine gewisse Biegsamkeit besteht auch zwischen ihr und dem auffallend langen und schlanken Aedeagus-Stützrohr (SR, Abb. 17). Aedeagus (Ae) und Samenspritze (V + EjAp) sind verhältnismäßig klein; die innere Genitalkammer (Ki) ist eng und erscheint als schlauchförmige Einsenkung im Bereich des breiten, aber kurzen, durchweg membranösen Dorsalanhangs (Ad).

Der distale, in einen Fortsatz ausgezogene Teil des Opisthypandriums ist asymmetrisch gekrümmt (Abb. 15, OHdi); seine Dorsalseite bildet keine Rinne. Asymmetrisch geneigt sind das Sklerit OHpr und die ihm gegenüberliegende Fläche des Distalabschnitts, indem beide von links nach rechts schräg dorsad ansteigen (vgl. OHpr in Abb. 17 und Abb. 23). Darüber hinaus besteht Asymmetrie in der Form der Fortsätze des Basimers (Abb. 15, l.BFav, r.BFav, l.BFv, r.BFv).

Zwischen Telomer (TM, Abb. 15, 16, 20) und Basimer ist ein Gelenk mit rings umlaufender Membran ausgebildet, das nach Art eines dikondylen Gelenks Adduktions- und Abduktionsbewegungen ermöglicht. Die an die Medialseite der Telomerbasis anschließende sklerotisierte Fläche des Basimers ist die Zugplatte (ZPl, Abb. 18). Der Zug eines Muskels, der an der Zugplatte inseriert und sie in Cranialrichtung bewegt, überträgt sich auf die mediale Basis des Telomers, wodurch dieses adduziert wird. Die Verhältnisse sind ähnlich wie bei *Argyra*, aber insofern primitiver, als zwischen den Gliedern des Paramers ein Gelenk mit eindeutig festgelegten Bewegungsrichtungen ausgebildet ist, die als Adduktion und Abduktion beschrieben werden können. Die Angabe G. H. Hardys (1953), das Telomer bewege sich bei den Dolichopodiden in einer vertikalen Ebene („vertically swinging claspers"), trifft demnach auf den Grundplan der Familie nicht zu.

Jeder Cercus (Abb. 15, 16, 18) besteht aus zwei fadenförmigen, proximal großenteils membranösen Ästen, einem längeren medialen (Cm) und einem lateralen (Cl). Der mediale Ast hängt über seine sklerotisierte Medialseite mit der ebenfalls sklerotisierten Lateralfläche des Analkegels zusammen, die ihrerseits über eine scharfe Kante in das Proctigersternit übergeht. Zwischen Analkegel und Cercus befindet sich ein tiefer Einschnitt; wo dieser anterodorsal verstreicht, endet die Sklerotisierung des Cercusastes frei in der Membran des Proctiger (MPr). Beim lateralen Cercusast reicht die Sklerotisierung auf der Medioventralseite am weitesten proximad; sie endet lateral neben der Grenze zwischen Hypandriumbrücke und Proctigersternit. An seiner dorsolateralen Basis liegt ein isoliertes Sklerit in der Membran des Proctiger. An den drei sklerotisierten Proximalenden der beiden Cercusäste inserieren die Fasern eines dreiköpfigen Muskels, der den Cercus bewegt. Das Skleritmuster an der Basis der Cerci ist wahrscheinlich apomorph und als Folge einer Reduktion der Sklerotisierung zu erklären.

### C. *Sciapus platypterus* (Fabricius)

Außenansichten lateral: Abb. 25—26

Außenansicht ventral: Abb. 27

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 28—31

Ergänzend zu den Abbildungen, auf die im übrigen verwiesen sei, sind die folgenden Abweichungen vom Hypopygium von *Argyra* hervorzuheben:

Das Opisthypandrium (OH, Abb. 27) ist asymmetrisch ausgebildet und trägt ein Paar verschieden langer Fortsätze (l.HFl und r.HFl).

Die Hpandriumbrücke (HBr, Abb. 29) ist eine breite unpaare Platte; sie setzt sich seitlich unmittelbar in das schwach entwickelte, lateral in einem Höcker endende Hypandriumapodem (HAp) fort, dessen Invaginationsspalt

noch auf den Hypandriumarm (HA) übergreift. Das Aedeagus-Stützrohr (SR, Abb. 28) ist massiv, ohne Lumen, und kann gegenüber der Hypandriumbrücke elastisch abgebogen werden.

Ein Dorsalanhang ist nicht entwickelt. Ob sein Fehlen plesiomorph oder apomorph ist, kann ohne die Kenntnis der Hypopygien weiterer Sciapodinae nicht beurteilt werden. Diese Frage wäre von allgemeinem Interesse, da noch ungeklärt ist, ob das Vorhandensein einer Appendix dorsalis eine Synapomorphie der ganzen Familie oder nur einer Teilgruppe ist. Leider geht aus der Literatur nicht hervor, ob es Sciapodinae-Arten mit Dorsalanhang gibt. Das von Buchmann (1961) in diesem Sinne gedeutete „Organ x" (Becker 1918) einiger *Sciapus*-Arten ist offensichtlich ein Teil des Proctiger; es erinnert in Form und Lage an die Proctigeranhänge von *Neurigona* (s. dort).

Der Übergang der Wand der inneren Genitalkammer (Ki, Abb. 28) in den Aedeagus liegt an der Spitze einer membranösen Ausstülpung des Kammerdachs, deren Basis ringförmig von einem Sklerit (Ski) umgeben wird. Zwischen diesem Sklerit und der Ventralseite der rückwärtigen Aedeagus-Verlängerung besteht, als offensichtlich apomorphe Bildung, ein Gelenk (GAe), das rotierende Bewegungen des Aedeagus in der Sagittalebene ermöglicht. Wie dieses Gelenk gebaut ist und funktioniert, konnte nicht in Erfahrung gebracht werden; hierfür wäre die Untersuchung von Schnittpräparaten nötig. Man kann annehmen, daß es bei der Erektion eine Rolle spielt. Gleichzeitig mit ihm werden vermutlich drei weitere Gelenke gebeugt oder gestreckt, und zwar die elastische Verbindung zwischen dem Aedeagus-Stützrohr und der Hypandriumbrücke und zwei Gelenke, die ein Sklerit-paar (Sk) mit der Brücke und mit dem Sklerit Ski bildet.

Das Ejakulationsapodem (EjAp, Abb. 28) ist an seiner Basis jederseits in einen flügelförmigen Seitenfortsatz (EjF) ausgezogen, dessen Basalfläche in ganzer Ausdehnung der Vesica anliegt und einen Teil von deren Wand bildet. Dieser Fortsatz dient einem Muskel als Insertionsfläche. Der Stielteil des Apodems bildet an der Spitze eine löffelförmige horizontale Verbreiterung, die im Sagittalschnitt als Abflachung erscheint. Der Gonoporus (GP) liegt nicht über, sondern asymmetrisch links von der Stielbasis, die ihrerseits nach rechts abgedrängt ist. (Die Schnittführung von Abb. 28 folgt dem Stiel, außer an der Basis, wo sie den Gonoporus trifft. Die unterbrochene Linie gibt den Umriß des Stiels vor der Schnittebene wieder.)

Die Form und asymmetrische Ausbildung des Aedeagus in seinem distalen Abschnitt ist aus Abb. 27 ersichtlch.

Das Telomer (TM) ist nur auf der Lateralseite gelenkig gegen das Basimer abgesetzt (Abb. 25), seine Medialfläche geht ohne erkennbare Grenze in die Zugplatte über (Abb. 29, TM + ZPl).

## D. *Neurigona quadrifasciata* (Fabricius)

Außenansichten lateral: Abb. 36—37

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 38—42

*Neurigona* ist in einzelnen Merkmalen des 8. Segments (behandelt in Abschnitt V) und des Hypopygs primitiver als die übrigen untersuchten Dolichopodiden und kann damit zur Rekonstruktion des Grundplans der Familie beitragen. Andererseits bietet sie einige bemerkenswerte Apomorphien, die das Hypopygium in seiner Gesamtheit hochspezialisiert erscheinen lassen.

Plesiomorph ist am Hypopygium die Ausbildung eines dikondylen Gelenks zwischen Genitalkapsel (Kap) und Telomer (TM, Abb. 36, 42) und die Insertion des Adduktormuskels an der Telomerbasis selbst — nicht, wie bei *Argyra* und *Rhaphium,* an einer Zugplatte in der proximal anschließenden Basimerfläche.

Neben der teilweise recht bizarren Form der Anhänge, die aus den Abbildungen ersichtlich ist, verdienen die folgenden Apomorphien besondere Erwähnung:

Die Hypandriumfalte (HFa, Abb. 41) ist sklerotisiert; nur lateral von ihr liegt eine wenig ausgedehnte membranöse Fläche. Bei einer Bewegung des Opisthypandriums (OH) gegenüber dem Prohypandrium müßte eine gewölbte sklerotisierte Fläche verformt werden, was nicht oder höchstens in geringem Umfang möglich ist. Das Opisthypandrium ist also der Genitalkapsel funktionell stärker angegliedert als bei anderen Dolichopodiden, obwohl die Grenze zwischen den beiden Teilen noch in Form der Hypandriumfalte zu erkennen ist.

In gleicher Richtung wirkt eine weitere Apomorphie: der Hypandriumarm (HA, Abb. 40) ist durch eine Membranzone (MHA in Abb. 39, in Abb. 40 entfernt) in zwei Abschnitte durchgeteilt, einen ventralen, der mit Hypandriumrinne (HR) und Opisthypandrium, und einen dorsalen, der mit Hypandriumbrücke (HBr) und Hypandriumapodem (HAp) zusammenhängt. Die Muskeln, die bei anderen Dolichopodiden das Opisthypandrium bewegen, inserieren am Apodem und am dorsalen Abschnitt des Hypandriumarms. Da eine durchgehend sklerotisierte Verbindung fehlt, kann ihre Wirkung sich nicht oder höchstens in geringem Maße über die Membran auf das Opisthypandrium übertragen. Auch Lage und Zugrichtung der Muskeln sprechen dafür, daß diese ihre Funktion als Levator oder Depressor des Opisthypandriums verloren haben.

Die Hypandriumrinne (HR, Abb. 40) verstreicht caudal weit vor der Spitze des Opisthypandriums. Im Spitzenteil kann deshalb nicht der Aedeagus in einer Rinne des Hypandriums liegen; statt dessen liegt dieses in einer

Rinne des Aedeagus, die von den Rändern des in die Länge gezogenen Phallotrema gebildet wird (Abb. 38, 39).

Die mediale Basis des Telomers (TM, Abb. 40) liegt nahe bei Hypandriumarm und -brücke. Demnach ist das Basimer auf der Medialseite weitgehend reduziert. Dementsprechend fehlt auch die Skleritfläche, die bei *Argyra* und *Rhaphium* die Zugplatte bildet, abgesehen vielleicht von einem Rudiment (ZPl?).

Der stark entwickelte apikoventrale Fortsatz des Basimers (BFav, Abb. 36, 37, 42) ist auf der Lateralseite durch einen schmalen Membranstreifen von der Genitalkapsel abgegliedert und wird an seiner medialen und dorsalen Basis von einer ausgedehnten Membranfläche begrenzt (Abb. 41; Membran in Abb. 42 entfernt). Vielleicht kann er abduziert oder adduziert werden. An seiner medioventralen Basis stehen zwei dünne stabförmige Fortsätze, ein einfacher medialer (BFvm) und ein distal verzweigter lateraler (BFvl). Diese beiden Ventralfortsätze hängen an der Basis starr untereinander und mit der Ventralfläche des Basimers zusammen. Der Einschnitt zwischen ihnen und dem Apikoventralfortsatz ist entlang der Umschlagkante (U) membranös. Sie können deshalb bei der Sektion von diesem abgebogen werden. Ob eine solche Bewegung auch beim intakten Hypopygium möglich ist und im Leben tatsächlich vorkommt, läßt sich auf Grund der Untersuchungen an totem Material nicht abschätzen. Wichtig wäre es, einerseits das Ausmaß der elastischen Verformbarkeit der sklerotisierten Teile zu kennen und andererseits zu wissen, ob und in welcher Weise Bewegungen des Hypandriums durch die distal anschließende Membran auf die Fortsätze übertragen werden. Es kann deshalb auch nicht mehr als eine vage Vermutung sein, daß die Muskeln, die bei anderen Dolichopodiden das Opisthypandrium bewegen, bei *Neurigona* als Adduktoren oder Abduktoren der Basimerfortsätze wirken.

Der Proctiger (Pr, Abb. 37) ist stark entwickelt und auf einem großen Teil seiner Oberfläche sklerotisiert. Seine Ventralseite (Proctigersternit, SPr, Abb. 39) ist konkav, aber entlang der Medianen firstartig herausgehoben; die Firstlinie selbst ist schmal membranös. Von der Basis des Sternits geht seitlich ein schmaler Skleritstreifen (Sk, Abb. 38, 41) ab, der, allmählich schmäler werdend, nahe der Basis des Telomers endet; seine Funktion steht vielleicht im Zusammenhang mit der Beweglichkeit des Proctiger gegenüber dem 9. Segment. Jeder Cercus (C, Abb. 37, 38) bildet auf der Dorsalseite des Proctiger einen paramedianen membranösen Lappen; zwischen diesem und der größtenteils sklerotisierten Lateralfläche des dorsal membranösen Analkegels befindet sich ein tiefer Einschnitt, der craniad flacher wird und nahe dem Cranialende des Proctiger verstreicht. Ein Einschnitt zwischen Analkegel und Cercus findet sich, mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, auch bei anderen Dolichopodiden und vermutlich auch im Grundplan der Familie. Ob die sklerotisierten Lateralflächen des Proc-

tiger den Cerci zuzurechnen sind, ist ungewiß; sie sind in ihrer Wölbung deutlich gegen die Cercuslappen abgesetzt, was vielleicht für ihre Zugehörigkeit zum Körperstamm spricht. Dasselbe gilt vermutlich für ein Paar posteroventraler Anhänge (Proctigeranhänge, PrA), die dicht neben der Medianen stehen und in Lage und Form stark an die „Hörner" („cornes", Parent 1938) des „Organs x" (Becker 1918) einiger *Sciapus*-Arten erinnern. Hier liegt ein bemerkenswerter Fall von Konvergenz zwischen möglicherweise homologen Strukturen vor. Vielleicht kann außerdem der mediane First des Proctigersternits von *Neurigona* mit dem unpaaren Proximalteil des „Organs x" in der Gattung *Sciapus* verglichen werden, das ebenfalls eine Differenzierung des Proctigersternits zu sein scheint.

Der Dorsalanhang (Ad, Abb. 37—39) ist an seiner Basis, die in Ventralrichtung verschoben wirkt, schmäler als der von *Argyra* oder *Rhaphium* und rechtfertigt damit besser die Bezeichnung als „Anhang" oder „Appendix". Wahrscheinlich verhält *Neurigona* sich in dieser Hinsicht apomorph. Allerdings kann zur Zeit noch nicht endgültig entschieden werden, wie der Dorsalanhang im Grundplan beschaffen ist, da noch zu wenig über seine Abwandlungen, besonders die seiner Basis, bekannt ist. Bei *Neurigona* ist er, mit Ausnahme der Basis, membranös und mit haarähnlichen Auswüchsen besetzt, die an einem Paar seitlicher Fortsätze besonders lang sind (in den Abbildungen sind sie nur an den Seitenfortsätzen und an einem paarigen dorsalen Zipfel eingezeichnet). Der Distalteil der Appendix ist verschmälert und zu einem Band abgeflacht, dessen Ende sich durch einen medianen Einschnitt in zwei Äste aufspaltet. An der Basis des Dorsalanhangs ist das Dach der inneren Genitalkammer median so tief eingefaltet, daß der Appendix-Hohlraum vollständig durchgeteilt wird (Scheidewand, SW, Abb. 38).

Von der sklerotisierten Appendixbasis zieht ein schmaler Skleritstreifen in der Wand der inneren Genitalkammer zur Anheftungsstelle am Aedeagus (Abb. 38, Ski). Zwischen Dorsalanhang und Hypandriumbrücke liegt eine membranöse Fläche mit eingelagerten Skleriten, und zwar einem medianen Paar dicht nebeneinander liegender Streifen, die sich auf die Dorsalseite der Appendixbasis fortsetzen, und einem Paar etwas breiterer isolierter lateraler Sklerite.

Im Besitz eines Paars von Seitenfortsätzen (EjF, Abb. 39) am Ejakulationsapodem (EjAp) ähnelt *Neurigona* den untersuchten Arten von *Sciapus* und *Dolichopus*. In allen drei Fällen inseriert an dieser Stelle der gleiche Muskel. Es wird sich wohl nie klären lassen, ob dieses Fortsatzpaar im Grundplan der Familie vorhanden war und in einigen Fällen sekundär zurückgebildet wurde, oder ob es eine mehrmals unabhängig entstandene apomorphe Bildung ist.

## E. *Dolichopus ungulatus* (Linnaeus)

Außenansicht lateral: Abb. 49

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 50—53 (linke Hälfte); 60, 62 (rechte Hälfte)

Lateralansichten von Aedeagus und Samenspritze: Abb. 57—58

Das Hypopygium von *Dolichopus* bietet nur wenige plesiomorphe Merkmale, darunter keines, das nicht wenigstens bei einem der bereits behandelten Vertreter zu finden wäre. Im Hinblick auf das Hauptziel dieser Arbeit, die Homologisierung der Teile im Grundplan der Familie, könnte *Dolichopus* also unberücksichtigt bleiben. Es dürfte trotzdem angebracht sein, auch einen Vertreter dieser Gattung zu behandeln, um einen besseren Anschluß an die schon bestehende Literatur herzustellen, in der für das Hypopygium von *Dolichopus* die ausführlichsten Beschreibungen des Skeletts und die einzige Untersuchung der Muskulatur (Bährmann 1966) vorliegen.

Das Opisthypandrium (OH, Abb. 49) ist durch eine breite Membran vom Prohypandrium getrennt. Die linke Seitenwand der Hypandriumrinne (HR, Abb. 51) ist breiter ausgebildet als die rechte (Abb. 60) und biegt um den Aedeagus dorsal herum bis auf die rechte Seite. Durch diese asymmetrische Verbreiterung und Umbiegung, die als Hypandriumwulst (HW, Abb. 49, 51) bezeichnet werden soll, wird die Rinne zu einem fast geschlossenen Rohr. Der Wulst biegt am Cranialende der Hypandriumrinne posterodorsad um und läuft am Hypandriumarm (HA, Abb. 52) aus.

Der Invaginationsspalt (IHAp, Abb. 51) des Hypandriumapodems (HAp) ist lang und gebogen und bildet die ventrale, caudale und dorsale Begrenzung der Apodemfläche. Vielleicht hängt der eigenartig gebogene Verlauf mit einer Längsstreckung der mittleren und caudalen Region des Genitalsegments zusammen. Im caudalen und ventralen Abschnitt deckt er sich mit der Grenze zwischen dem sklerotisierten Hypandriumarm und der Membran der inneren Genitalkammer, was allerdings nur auf der linken Seite uneingeschränkt gilt, da das Cranialende des rechten Spalts von der Skleritgrenze abbiegt (vgl. Abb. 60 mit Abb. 50). Diese Asymmetrie ist im Zusammenhang mit dem nur links entwickelten Hypandriumwulst zu sehen.

Die freie Anterodorsalkante des Hypandriumapodems ist verstärkt, was in Mazerationspräparaten leicht den Eindruck einer stabförmigen Bildung hervorrufen kann, und endet anteroventral in einem Vorsprung, der sich zur Form eines ventrolateral, zur Genitalkapselwand, offenen Trichters erweitert (Abb. 51). Die Funktion des trichterförmigen Endes ist unklar, es dient nicht als Muskelansatzfläche; es liegt der Kapselwand an, ist mit ihr aber nicht verwachsen.

Die Form des Aedeagus-Stützrohrs (SR) ist aus Abb. 51 ersichtlich. Die Längsstreckung des Hypopygiums findet ihren Ausdruck in einem auffallend

langen, schmalen Dach der äußeren Genitalkammer, dessen Sklerotisierung im längeren cranialen Abschnitt ein Ausläufer der Hypandriumbrücke ist (HBr); das Proctigersternit (SPr, Abb. 50) ist demgegenüber kurz. Die Zugplatte (ZPl, Abb. 51, 52) ist wohlentwickelt und entlang ihrem Dorsalrand rinnenförmig eingetieft (RZPl).

Am Ende des Basimers stehen jederseits zwei Anhänge (Abb. 52, 53), das Telomer (TM) (Lamella lateralis, Stackelberg 1930 und Buchmann 1961) und ein apikoventraler Fortsatz des Basimers (BFav) (Lamella medialis, Stackelberg und Buchmann). Wie auch Negrobov & Stackelberg (1971) erwähnen, stehen die beiden Anhänge zwar mit dem größten Teil ihrer Länge nebeneinander, aber an ihrer Basis übereinander. Die Basis des Telomers ist ringsum von Membran umgeben, die des Apikoventralfortsatzes nur medial und dorsal bis dorsolateral. Das Telomer gelenkt mit seiner ventralen Basis (BTM) an der dorsalen Basis des Apikoventralfortsatzes und mit einer von seiner medialen Basis her eingefalteten Leiste (LTM) an einer Leiste der Zugplatte, in der die sich distal zusammenziehende Rinne RZPl endet. Die Zugplatte mit ihrer Rinne hat offenbar die Wirkung einer Schubstange, die das Telomer bewegt. Eine direkte Bewegung des Telomers kommt nicht in Betracht, da an ihm selbst keine Muskeln inserieren. Wäre der Apikoventralfortsatz völlig starr mit der Genitalkapsel verbunden, so könnte man damit rechnen, daß eine Distalverschiebung der Zugplatte zu einer Senkung (Bewegung in Ventralrichtung) des Telomers führt. In Wirklichkeit kann der Fortsatz aber an seiner Basis elastisch abgebogen werden, und Bährmann (1966) konnte eine solche Bewegung am betäubten Tier auch tatsächlich beobachten. Dadurch wird die Lage der ventralen Aufhängung des Telomers verändert, was angesichts des geringen Abstands zwischen den Linien BTM und LTM einen wesentlichen Einfluß auf die Bewegungen haben und sogar zu einer Umkehr der Schubstangenwirkung führen kann, wenn die Zugplatte nicht genau distad, sondern posteroventrad verschoben wird. Die tatsächliche Richtung der Lageverschiebungen der Zugplatte ist nicht bekannt; sie hängt von der kombinierten Wirkung mehrerer Muskeln und dem Widerstand ab, den das Skelett den verformenden Kräften entgegensetzt. Deshalb muß es trotz unserer Kenntnis von Faserverlauf und Insertionsstellen der Muskeln offen bleiben, in welcher Weise die Bewegungen des Telomers hervorgerufen werden.

An der Ventralkante des Basimers sind ein cranialer und ein caudaler Lappen oder Fortsatz zu unterscheiden. Der craniale ist links und rechts verschieden geformt (vgl. Abb. 53 mit Abb. 62). Der caudale (BFv, Abb. 49, 53; Lobus ventralis, Stackelberg 1930 und Buchmann 1961) ist an seiner lateralen Basis durch eine Naht (N), die äußere Spur einer phragmaartigen Leiste (L), begrenzt. Diese Leiste dürfte der Versteifung der Genitalkapsel dienen; an ihr setzen keine Muskeln an, und auch der Innenraum des Fortsatzes ist frei von Muskulatur.

Für den Dorsalanhang von *Dolichopus* (Ad, Abb. 50) gilt, was seine Beziehungen zu den übrigen Teilen des Hypopygs betrifft, prinzipiell dasselbe wie für den von *Argyra, Rhaphium* oder *Neurigona*. In allen Fällen geht seine Ventralfläche proximal in Dach und Seitenwand der inneren Genitalkammer über. Er ist, wie bei *Argyra,* auch im distalen Abschnitt teilweise sklerotisiert.

Ein unpaares rinnenförmiges Sklerit (Ski, Abb. 50), das das Dach der inneren Genitalkammer caudal einnimmt, geht cranial in ein Paar von Skleritstreifen über, die in den Kammer-Seitenwänden ohne scharfe Grenze enden. Der Übergang der Kammermembran in den Aedeagus liegt, ähnlich wie bei *Sciapus*, an der Spitze einer Ausstülpung, die aber nur dorsal und lateral entwickelt ist; der Verlauf der Ansatzlinie am Aedeagus ist aus Abb. 57—58 ersichtlich (dicke Linie). Einzelheiten über die Form des Aedeagus und sein Muster von sklerotisierten und membranösen Flächen können aus den gleichen Abbildungen entnommen werden. Das Ejakulationsapodem trägt an seiner Basis ein Paar schwach entwickelter Seitenfortsätze (EjF). Der Endabschnitt des Ductus ejaculatorius ist sklerotisiert (Dsk) und liegt asymmetrisch links vom Stielteil des Apodems. Irreführende Angaben in der Literatur, die auf die Samenspritze von *Dolichopus* bezogen sind, wurden bereits im Abschnitt über *Argyra* richtiggestellt.

Das Muster von Skleriten und Membranen im Bereich des Proctiger ist aus Abb. 50 und 51 ersichtlich. Es dürfte wie bei *Rhaphium* durch eine Reduktion der Sklerotisierung entstanden sein. Bemerkenswert ist der Ansatz einer Sehne (9 a, Abb. 51) an der Membran der ventrolateralen Proctigerbasis; diese Sehne und eine weitere, die *Dolichopus ungulatus* fehlt, erwähnt Bährmann (1966) auch von einer anderen, nicht näher bestimmten *Dolichopus*-Art. Auf die markante, in einigen Fällen artspezifische Form der Cerci von *Dolichopus* und anderen Gattungen der Dolichopodinae ist in der Literatur mehrfach hingewiesen worden.

## IV. Muskulatur des Hypopygiums

*Argyra:* Abb. 10—13

*Rhaphium:* Abb. 21—24

*Sciapus:* Abb. 32—33

*Neurigona:* Ab. 44—47

*Dolichopus:* Abb. 59—64

Im folgenden werden die Muskeln behandelt, die im Hypopygium aller oder einzelner der 5 untersuchten Arten festgestellt wurden. Soweit nichts Gegenteiliges vermerkt ist, sind die Muskeln paarig und in der linken und der rechten Hälfte des Hypopygs symmetrisch ausgebildet. Als unpaar

werden solche Muskeln betrachtet, die mit beiden Ansatzflächen, Ursprung und Insertion, die Medianebene erreichen. Soweit Asymmetrie in der Muskulatur festgestellt wurde, läßt sie sich immer auf die asymmetrische Lage des Foramens zurückführen. Asymmetrie in anderen Bereichen des Hypopygiums bleibt ohne sichtbare Auswirkungen auf die Muskulatur. Soweit zwischen einzelnen Arten Unterschiede bestehen, wird versucht, zwischen plesiomorphen und apomorphen Zuständen zu unterscheiden. Auf die mutmaßliche Funktion der Muskeln wird nur in leicht überschaubaren Fällen eingegangen.

Der Besprechung jedes Muskels ist eine Liste der Kurzbezeichnungen und Namen angefügt, die in der Literatur für homologe Muskeln angewandt werden. Ist die Homologisierung unsicher, so steht ein Fragezeichen unmittelbar hinter der Kurzbezeichnung und vor dem vollen Namen, falls ein solcher besteht. Die berücksichtigten Angaben in den zitierten Arbeiten beziehen sich auf folgende Gattungen und Familien:

Bährmann (1966): *Dolichopus* (Dolichopodidae);

Ulrich (1972): *Empis, Wiedemannia* (Empididae);

Tréhen (1963, 1971): *Empis, Rhamphomyia* (Empididae);

Hennig (1936 b): *Dioctria* (Asilidae);

Bonhag (1951): *Tabanus* (Tabanidae);

Hennig (1936 a): *Calycopteryx* (Micropezidae), *Euribia* (Tephritidae);

Salzer (1968): *Calliphora* (Calliphoridae).

Berücksichtigt wurden die mir bekannten Arbeiten über die Hypopygienmuskulatur orthorrhapher Brachyceren, außerdem zwei, die sich mit Angehörigen der Cyclorrhapha befassen (Hennig 1936 a: Acalyptratae; Salzer 1968: Calyptratae) und in denen weitere Angaben zur Homologie zu finden sind. Tréhen (1971) beschreibt auch die Muskulatur des Hypopygs der Empidide *Hilara*; wie er deren Muskeln mit denjenigen von *Empis* und *Rhamphomyia* homologisiert, geht aus seiner in beiden Fällen einheitlich angewandten Nummernzählung hervor.

In der Aufstellung Bährmanns (1966) für *Dolichopus* fehlt ein Muskel, der nach eigenen Befunden bei *D. ungulatus* vorhanden und gut entwickelt ist. Andererseits gibt Bährmann einige Muskeln (Nr. 8—11 seiner Zählung) an, deren Existenz nicht bestätigt werden kann; es muß angenommen werden, daß Verwechselungen mit andersartigen Bildungen (Fettkörper, Nerven, Cuticularstrukturen) vorliegen.

1. Ein Muskel, der am Spitzenteil des Ejakulationsapodems inseriert und durch seine Kontraktion offensichtlich das Austreiben des Ejakulats bewirkt (s. im Abschnitt über das Skelett unter *Argyra*). Bei *Sciapus* (Abb. 32), *Neurigona* (Abb. 44), *Dolichopus* (Abb. 59, 60) und *Rhaphium* (Abb. 21) ist er in seinem ganzen Verlauf unpaar und entspringt an der Dorsal- oder

Anterodorsalwand der Genitalkapsel. Die Ursprungsfläche kann mehr oder weniger weit auf die Lateralfläche der Kapsel übergreifen und caudal von einer Leiste begrenzt sein. Eine linksseitige Einbuchtung des Faserverlaufs bei *Dolichopus* kennzeichnet die Lage des von links kommenden Ductus ejaculatorius. Bei *Argyra* (Abb. 10, 11) ist der Muskel im Bereich seines Ursprungs paarig und asymmetrisch, indem die linke Ursprungsfläche ventrolaterad verlagert ist; offensichtlich hängt dies damit zusammen, daß das Foramen und die durch dieses in die Genitalkapsel eintretenden Organe (Enddarm, Ductus ejaculatorius) den verfügbaren Raum einengen. Die bei *Argyra* gegebenen Verhältnisse lassen sich leicht von dem unpaaren Muskel der übrigen Vertreter ableiten und dürften apomorph sein.

Bei *Argyra* ist die Wirkung des Muskels auf Grund von Abb. 10 und 11 nicht ohne weiteres verständlich, da der Faserverlauf eher eine Biegung des Apodems in Richtung auf den Aedeagus nahezulegen scheint. Es ist aber zu berücksichtigen, daß die Abbildungen die Ruhelage des Aedeagus wiedergeben und daß die Samenspritze in Erektionsstellung weiter ventral liegt, wodurch auch in diesem Fall die richtige Lage zur Zugrichtung des Muskels gegeben sein kann.

Eine weitere Funktion des Muskels besteht möglicherweise darin, den erigierten Aedeagus in die Ruhelage zurückzuziehen. Ist dies der Fall, so muß man damit rechnen, daß bei jeder Erektion nur e i n e Ejakulation erfolgt. Angesichts der kurzen Kopulationsdauer bei den Dolichopodiden kann man vielleicht annehmen, daß der Aedeagus bei jeder Copula nur einmal erigiert wird.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 1

Ulrich (1972) 1

Tréhen (1963) muscle 1

Tréhen (1971) 1 muscle rétracteur du flagellum

Hennig (1936 b) MP 1 ?

Dieser Muskel entspringt bei den Empididen, soweit bisher bekannt, am Hypandriumapodem *(Empis)* oder an einer Stelle des Hypandriums, die dem Hypandriumarm oder der Hypandriumbrücke homolog sein dürfte *(Wiedemannia)*. Bei den Dolichopodiden kann der Ursprung an verschiedenen Stellen der Genitalkapsel liegen, deren morphologische Zuordnung unsicher ist — in Frage kommen Hypandrium, Epandrium und Basimer —, die aber in jedem Fall weit von Hypandriumbrücke, -arm und -apodem entfernt sind. Bei *Dioctria* (Hennig) setzt der Muskel, der oben als mögliches Homologon genannt ist, an einem Fortsatz der Vesica an. Wo der Ursprung im Grundplan der Brachyceren liegt, ob an einem euphallischen oder einem pseudophallischen Teil, ist ungewiß, zumal die Homologisie-

rung mit einem Muskel von *Tabanus* mangels Kenntnis vermittelnder Zwischenformen noch nicht möglich ist.

2. *Argyra* (Abb. 10), *Neurigona* (Abb. 44), *Dolichopus* (Abb. 59, 60), *Sciapus* (Abb. 32): Ein flacher, paramedianer Muskel, der in der Ventralregion des Hypopygiums entspringt und am Seitenfortsatz oder, wenn ein solcher fehlt, an der entsprechenden Stelle der Basis des Ejakulationsapodems inseriert. Sein Ursprung liegt meistens je zur Hälfte cranial und caudal der Grenze zwischen Pro- und Opisthypandrium; bei *Sciapus* liegt er mit seiner ganzen Länge caudal von dieser Grenze. Der Muskel befindet sich bei *Argyra* medial, in den übrigen Fällen lateral von der Hypandriumfalte; sein Ursprung ist demnach entweder dem Pro- und Opisthypandrium oder dem Basimer zuzurechnen. *Rhaphium* (Abb. 21): Ein unpaarer Muskel mit Ursprung am Prohypandrium und Insertion an der Samenspritze in unmittelbarer Nähe der Gelenkstelle des Ejakulationsapodems. Ob der Muskelzug am feststehenden Teil der Samenspritze oder über ein Ligament am Ejakulationsapodem angreift, konnte nicht in Erfahrung gebracht werden.

Nach dem Faserverlauf ist anzunehmen, daß dieser Muskel bei allen untersuchten Dolichopodiden die Erektion (Protrusion) des Aedeagus bewirkt.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 2

Ulrich (1972) 2

Tréhen (1963) muscle 3

Tréhen (1971) 3 muscle protracteur du flagellum

Hennig (1936 b) MP 2 ?

Bonhag (1951) 189 ? median ventral muscle of the endophallic armature

Salzer (1968) M 16 ? M. apodemalis ducti ejaculatorii

Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Ursprung dieses Muskels im Grundplan der Dolichopodiden, wie bei den Empididen, im Bereich des Hypandriums liegt. Wenn die (unsichere) Homologisierung mit den Muskeln von *Dioctria* (Hennig), *Tabanus* (Bonhag) und *Calliphora* (Salzer) richtig ist, muß man annehmen, daß der Muskel im Grundplan der Brachyceren an der Vesica oder an der Aedeagus-Basis entspringt, zumal gleichartige Verhältnisse nach Neumann (1958) auch bei *Trichocera*, einer in dieser Hinsicht vermutlich plesiomorphen Nematocere, gegeben sind (Muskel n). Das würde bedeuten, daß der Muskel bei den Empididen und Dolichopodiden seinen Ursprung verlagert hat (Synapomorphie).

3. *Sciapus* (Abb. 32), *Dolichopus* (Abb. 59), *Argyra* (Abb. 10), *Neurigona* (Abb. 44): Ein paariger oder *(Sciapus)* unpaarer Muskel, der stets medial

von Muskel 2 verläuft, an der Genitalkapselwand in der Cranial- oder Anteroventralgegend entspringt und am Sklerit *(Sciapus, Dolichopus)* oder der Membran *(Argyra)* der inneren Genitalkammer oder am Lateralrand der sklerotisierten Dorsalanhang-Basis *(Neurigona)* inseriert. Bei *Sciapus* ist er besonders stark entwickelt, und seine Insertionsfläche greift auf eine Crista des Sklerits über, die die Grenze zur Ansatzfläche eines benachbarten Muskels (4) bildet. Seine Funktion besteht vielleicht darin, bei der Rückkehr des Aedeagus aus der Erektionsstellung in die Ruhelage die teilweise vorgestülpte Wand der inneren Genitalkammer zurückzuziehen. Bei *Rhaphium* fehlt ein entsprechender Muskel; er dürfte im Zusammenhang mit der engen Schlauchform der inneren Genitalkammer zurückgebildet sein. Sein Fehlen ermöglicht die unpaare Ausbildung von Muskel 2.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 3

Der Muskel scheint bei den Empididen kein Homologon zu haben; wahrscheinlich ist er eine Neubildung der Dolichopodiden, die mit der tiefen Einsenkung der Aedeagusbasis und der dadurch bedingten starken Entwicklung der inneren Genitalkammer im Zusammenhang steht. Andererseits wurde bei den Empidinae ein Muskel nachgewiesen (Muskel 5, Ulrich 1972; muscle 7, rétracteur du stylus, Tréhen 1963 und 1971), für den sich bei den Dolichopodiden nichts Entsprechendes finden läßt. Die abweichenden Lagebeziehungen dieses Muskels zu Muskel 2 und zu Hypandriumarm und Hypandriumapodem schließen seine Homologisierung mit Muskel 3 der Dolichopodiden wohl aus.

4. *Sciapus* (Abb. 32), *Dolichopus* (Abb. 59), *Neurigona* (Abb. 44): Ein unpaarer oder *(Neurigona)* an seiner ventralen Ansatzstelle paariger Muskel, der das Sklerit der inneren Genitalkammer mit der Hypandriumbrücke verbindet. Seine Funktion dürfte ähnlich zu verstehen sein wie die von Muskel 3. Bei *Argyra* und *Rhaphium* ist er nicht zu finden.

Dieser Muskel, der im Grundplan der Familie wahrscheinlich vorhanden ist, hat bei den bisher untersuchten Empididen kein Homologon. Bährmann (1966) erwähnt ihn auch für *Dolichopus* nicht; falls er ihn nicht übersehen hat, muß man annehmen, daß der Muskel innerhalb der Gattung *Dolichopus* ebenso wie in anderen Gattungen reduziert sein kann.

5. *Sciapus* (Abb. 33), *Dolichopus* (Abb. 63, 64), *Neurigona* (Abb. 45): Ursprung an der Seitenwand *(Sciapus, Dolichopus)*, offenbar im Bereich des Basimers, oder, sekundär craniad verlagert *(Neurigona)*, in der Anteroventralregion der Genitalkapsel; Insertion am Hypandriumarm, bei *Dolichopus* auf den angrenzenden Bezirk des Hypandriumapodems übergreifend. Die Funktion dürfte im Grundplan die eines Levators des Opisthypandriums sein; bei *Neurigona* ist offensichtlich ein Funktionswechsel eingetreten

(s. im Abschnitt über das Skelett). Bei *Argyra* und *Rhaphium* scheint dieser Muskel zu fehlen, sofern nicht der als „6 b?" beschriftete Muskel (Abb. 13, 24) hierher gehört.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 5

Ulrich (1972) 3

Tréhen (1963) muscle 5

Tréhen (1971) 5 muscle rétracteur du gonopode

Wegen starker Abweichung in der Lage bezweifle ich heute die von mir früher (1972) für möglich gehaltene Homologie mit Muskel 186 von *Tabanus* (Bonhag) und MV von *Dioctria* (Hennig). Wahrscheinlich handelt es sich um eine Neubildung der Empidoidea, zumal auch die cyclorrhaphen Brachyceren keinen entsprechenden Muskel zu besitzen scheinen. Ein Muskel, der in ähnlicher Lage bei *Rhagio* festgestellt wurde (s. Ulrich 1972, unter Muskel 3), dürfte bestenfalls eine konvergente Bildung sein.

6. Ein oder zwei Muskeln, die das Hypandriumapodem mit verschiedenen Bezirken der Genitalkapselwand verbinden. *Sciapus* (Abb. 32, 33): 2 Muskeln mit Ursprung in der dorsolateralen Randzone der Kapsel (Epandrium?) (a) und in der Ventralgegend des Basimers (b). Muskel 6 a entspricht in seiner Lage dem homologen Muskel der Empididen; 6 b ist entweder durch Abspaltung aus dem gleichen Muskel hervorgegangen oder eine Neubildung, die dann in anderen Familien kein Homologon hat. *Argyra* (Abb. 13), *Rhaphium* (Abb. 24): Zwei Muskeln mit ähnlichem Verlauf und ähnlicher Lage der Ursprungsflächen wie bei *Sciapus*. Allerdings kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß der ventrale der beiden Muskeln (6 b?) nicht Muskel 6 b von *Sciapus*, sondern Muskel 5 der anderen Dolichopodiden homolog ist. *Neurigona* (Abb. 45, 46): Ein Muskel, dessen breitgezogene Ursprungsfläche auf die Lateralregion der Genitalkapsel beschränkt ist. Vielleicht kann dieser Fall modellartig demonstrieren, wie es zur Aufspaltung eines einzigen Muskels in zwei, 6 a und 6 b, gekommen sein mag. Bezüglich der ventralen Portion wäre *Neurigona* dann primitiver als *Sciapus*; andererseits verhält sie sich insofern apomorph, als der Ursprung der dorsalen Portion weit von seiner primitiven Lage am dorsolateralen Rand der Genitalkapsel (Epandrium?) entfernt ist. *Dolichopus* (Abb. 63, 64): Ein starker Muskel, dessen Ansatz vom Hypandriumapodem auf den Hypandriumarm und die Zugplatte übergreift und der zur distalen Ventrolateralgegend des Basimers zieht. Diesem Muskel kommt offenbar die Hauptrolle bei der Bewegung des Telomers über den Schubstangenmechanismus der Zugplatte zu.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 4

Ulrich (1972) 6

Tréhen (1963) muscle 8

Tréhen (1971) 8 muscle épendrial (in Fig. 20,1 rechts als „5")

Bonhag (1951) 183 ? dorsoventral muscle of the 9th abdominal segment oder 184 ? posterior tergal muscle of the gonocoxopodite

Hennig (1936 a) M. 7 ?

Salzer (1968) M 34 ? M. hypandrioepandrialis

Der Vergleich mit den anderen Familien legt es nahe, Muskel 6 der Empidoidea als Dorsoventralmuskel des 9. Segments anzusprechen. Was die Homologiebeziehungen zu *Tabanus* (Bonhag) betrifft, scheint für Muskel 183 mehr zu sprechen als für Muskel 184, den ich (1972) allein als mögliches Homologon nannte. Der Vergleich mit *Dioctria* (Hennig 1936 b) ist so unsicher, daß in diesem Fall besser auf Homologisierungsversuche verzichtet wird.

7. Ein Muskel, der das Telomer bewegt und offensichtlich dem Adduktor im Grundplan der Brachyceren homolog ist. Er fehlt bei *Dolichopus* und *Hypophyllus*, was mit der Ausbildung eines Schubstangenmechanismus zur Bewegung des Telomers im Zusammenhang stehen dürfte. *Neurigona* (Abb. 45—47), *Sciapus* (Abb. 33), *Rhaphium* (Abb. 24), *Argyra* (Abb. 13): Ursprung an der Lateralwand der Genitalkapsel; Insertion an der medialen Basis des Telomers *(Neurigona)* oder an der proximal anschließenden Medialfläche des Basimers (Zugplatte), bei *Argyra* auf das Hypandriumapodem übergreifend. Die Ursprungsfläche liegt mindestens im Grundplan im Bereich des Basimers; bei *Neurigona* reicht sie bis in die Cranialregion der Kapsel (Basimer oder Prohypandrium?) und ist auf der linken Seite schmäler als rechts. Bezüglich der Insertionsstelle verkörpert offensichtlich *Neurigona* den plesiomorphen Zustand. Bei *Sciapus* ist wegen des Fehlens einer erkennbaren Proximalgrenze auf der Medialseite des Telomers eine sichere Zuordnung der Insertionsfläche zu Telomer oder Basimer nicht möglich.

Als Antagonisten des Adduktors kommen die Muskeln 5 oder 6 in Frage, entweder einzeln oder gemeinsam. Ein Abduktormuskel, wie er im Grundplan der Brachyceren vorhanden ist, fehlt; in dieser Hinsicht scheint eine Synapomorphie mit den Empididen zu bestehen.

Homolog:

Ulrich (1972) 4

Tréhen (1963) muscle 6

Tréhen (1971) 6 muscle protracteur ou adducteur du gonopode

Hennig (1936 b) M 5

Bonhag (1951) 187 adductor of the gonostylus

Hennig (1936 a) M. 5 oder M. 3 ?

Salzer (1968) M 43 ? M. epandrioprocessualis lateralis

Zur Begründung der Homologie des betreffenden Muskels der Empididen s. unter Muskel 9.

8. *Sciapus* (Abb. 32), *Argyra* (Abb. 10), *Rhaphium* (Abb. 21), *Dolichopus* (Abb. 59), *Neurigona* (Abb. 44): Zieht vom Proctigersternit zur dorsalen oder dorsolateralen Wand des Proctiger. Die dorsale Ansatzstelle ist bei *Rhaphium* membranös, in den übrigen Fällen sklerotisiert; sie kann der sklerotisierten Basis des Cercus eingegliedert sein *(Sciapus, Argyra)*, was offenbar der plesiomorphe Zustand ist.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskel 12

Ulrich (1972) 8

Tréhen (1971) $mep_1$, $mep_3$ ? muscles propres à l'épandrium

Hennig (1936 b) M 2 b

Bonhag (1951) 196 dorsoventral muscle of the cercus

Hennig (1936 a) M. 2 *(Euribia;* auch *Calycopteryx?)*

Salzer (1968) M 45 ? M. cercocercalis

9. Ein oder zwei Muskeln, bei *Rhaphium* ein dreiköpfiger Muskel. Ursprung an der Genitalkapselwand, Insertion in der Ventrolateral- (a) und der Dorsalgegend (b) des Proctiger. *Rhaphium* (Abb. 22, 23): Ein dreiköpfiger Muskel (a, b, c), der an den drei sklerotisierten Proximalenden des Cercus inseriert. Asymmetrisch: der rechte Muskel ist breiter gefächert, der Ursprung des linken ist durch das Foramen auf engerem Raum zusammengedrängt. *Dolichopus* (Abb. 59, 61, 62), *Neurigona* (Abb. 44—47), *Sciapus* (Abb. 32, 33): Zwei Muskeln, die bei *Neurigona* und *Sciapus* auch am Ursprung deutlich getrennt sind. Insertion von 9 a seitlich am Proctigersternit *(Neurigona, Sciapus)* oder mit langer Sehne an der Membran der ventrolateralen Proctigerbasis *(Dolichopus)*. Die Insertionsfläche von 9 b kann sklerotisiert *(Neurigona, Dolichopus)* oder membranös sein *(Sciapus)*; sie kann weiter medial *(Sciapus, Neurigona)* oder weiter lateral *(Dolichopus)* liegen als die benachbarte Ansatzstelle von Muskel 8. Asymmetrie im Bereich des Ursprungs besteht bei *Neurigona* und *Dolichopus*; bemerkenswert ist bei *Neurigona* die Verlagerung des Ursprungs des linken Muskels 9 b auf ein stäbchenförmiges Apodem am Rand des Foramens. *Argyra* (Abb. 12): Nur 1 Muskel, der 9 a entspricht und am Seitenrand des Proctigersternits inseriert.

Homolog:

Bährmann (1966) Muskeln 6 und 7

Ulrich (1972) 9

Tréhen (1963) muscle 10 (in Fig. 12 als „9")

Tréhen (1971) 9 (in Fig. 20,1 rechts und Fig. 21,5 als „8")

Hennig (1936 b) M1

Bonhag (1951) 195 (♂) lateral oblique muscle of the proctiger, 194 (♀) dorsal longitudinal muscle of the proctiger

Hennig (1936 a) M. 1; auch M. 3 ?

Salzer (1968) M 44 und M 30 Mm. epandriocercalis et epandrioproctalis

Nach Bonhags Beschreibung der Muskulatur beider Geschlechter von *Tabanus* ist es sehr wahrscheinlich, daß Muskel 194 des Weibchens und Muskel 195 des Männchens einander homolog sind. Es handelt sich offenbar um einen Längsmuskel des Proctiger oder um einen dorsalen Cercusmuskel; auf jeden Fall dürfte beim Weibchen der plesiomorphe Zustand gegeben sein, während beim Männchen die vordere Ansatzstelle vom Tergit auf das Sternit des Proctiger verlagert worden ist. Bei *Dioctria* (Hennig) herrschen bezüglich dieses Muskels ursprüngliche Verhältnisse wie bei *Tabanus* ♀; bei *Empis* und *Wiedemannia* besteht dagegen offenbar eine Konvergenz zu *Tabanus* ♂, wobei ergänzend zu bemerken ist, daß die vordere Ansatzstelle bei *Empis* im Bereich der Hypandriumbrücke (1. P, Ulrich 1972) und des Hypandriumapodems und damit weiter cranial liegt.

Die Muskeln 9 der Dolichopodiden stammen aller Wahrscheinlichkeit nach von einem einzigen Muskel ab; dies wird durch die Verhältnisse bei *Rhaphium* und, sofern zwei Muskeln vorhanden sind, durch deren stets gegebene räumliche Nachbarschaft nahegelegt, außerdem dadurch, daß bei den Empididen, *Dioctria* und *Tabanus* nur ein einziger Muskel als Homologon in Frage kommt. Bei den Dolichopodiden befindet sich der Ursprung des oder der Muskeln im Bereich der Genitalkapsel, also des 9. Segments; demnach muß auch hier eine Verlagerung des vorderen Muskelansatzes erfolgt sein.

Der Fall dieses Muskels zeigt, daß aus der Lage einer Ursprungsfläche im 9. Segment nicht unbedingt auf primäre Zugehörigkeit zu diesem Segment geschlossen werden kann. Meine Schlußfolgerung (1972), daß Muskel 4 der Empididen auf Grund seines Ursprungs im Bereich des Paramers („Gonopoden") ein „Gonopodenmuskel" sein müsse, war demnach voreilig; dieser Muskel erinnert in Ursprung und Insertion an Muskel 9 a der Dolichopodiden, und es muß die Frage aufkommen, ob er nicht doch ein Cercusmuskel und das Distalglied, an dem er bei *Wiedemannia* inseriert, ein Teil des Cercus ist. Berücksichtigt man aber den Verlauf des Muskels in seiner räumlichen Beziehung zu Muskel 6, so ergibt sich Übereinstimmung mit Muskel 7 und nicht mit Muskel 9 der Dolichopodiden. (Muskel 7 liegt entweder in seinem ganzen Verlauf distal von Muskel 6, oder er zieht, wenn er weiter proximal entspringt, lateral bis ventral an 6 a vorbei; Muskel 9 dagegen zieht von seinem proximal gelegenen Ursprung medial bis dorsal an Muskel 6 vorbei.) Die Homologisierung von Muskel 4 der Empididen mit Muskel 7 der Dolichopodiden und damit als Adduktor des Telo-

mers ist deshalb nach wie vor die wahrscheinlichste Lösung, und die Deutung des Distalglieds bei *Wiedemannia* als Telomer („Gonostylus") kann beibehalten werden.

## V. 8. Abdominalsegment und Torsion

8. Segment in Dorsalansicht:

*Argyra:* Abb. 8—9 (Skelett), 14 (Muskulatur)

*Rhaphium:* nicht abgebildet

*Sciapus:* Abb. 34 (Skelett), 35 (Muskulatur)

*Neurigona:* Abb. 43 (Skelett), 48 (Muskulatur)

*Dolichopus:* Abb. 54—56 (Skelett), 65 (Muskulatur)

Weitere Ansichten praegenitaler Segmente:

*Argyra:* Abb. 2

*Sciapus:* Abb. 25—27

Das 8. Segment befindet sich am Tier links vom Hypopygium (Abb. 26). Seine von diesem abgewandte (topographisch linke) Seite wird von einem Sklerit (S 8) eingenommen, an dessen Vorderende der ventrale Längsmuskel des 7. Segments (13) inseriert (Abb. 14, 35, 48, 65) und das offensichtlich das 8. Sternit verkörpert. Die dem Hypopygium zugewandte (topographisch rechte) Seite ist vollständig membranös *(Rhaphium, Sciapus,* Abb. 34, *Neurigona,* Abb. 43; in den Abbildungen ist die Membran entfernt), oder die Membran ist cranial von einem Skleritstreifen (T 8) begrenzt (*Argyra,* Abb. 8, *Dolichopus,* Abb. 54), der am unteren (morphologisch rechten) *(Argyra)* oder an beiden Enden *(Dolichopus)* starr mit dem 8. Sternit zusammenhängt und als Rest des reduzierten 8. Tergits zu deuten ist, denn an ihm — oder, falls keine Sklerotisierung vorliegt, in der entsprechenden Region der Membran — setzt der dorsale Längsmuskel des 7. Segments (12) an (Abb. 14, 35, 48, 65).

Die Lage des Ansatzes von Muskel 12 auf der topographisch rechten Seite weist auf eine Drehung des 8. Segments im Uhrzeigersinn (bei Betrachtung von caudal) hin. Daß das Sklerit auf der linken Seite dem 8. Sternit und nicht etwa der linken Segmenthälfte entspricht, wird, auch ohne Berücksichtigung von Muskel 12, schon durch seine mehr oder weniger ausgeprägte Symmetrie nahegelegt, die die Gesamtform (am deutlichsten bei *Neurigona,* Abb. 43), die Muskulatur (Muskelpaar 11, ebenfalls bei *Neurigona* am besten ausgeprägt, Abb. 48) und die Chaetotaxie betrifft. Unter den früheren Autoren scheint nur Crampton dieses Sklerit als 8. Sternit angesprochen zu haben (s. Crampton 1942, Fig. 12 B).

Im Zusammenhang mit der Verlagerung des 8. Sternits auf die linke Seite ist sein linker Seitenrand im cranialen Bereich in Ventralrichtung umgebogen (Umschlagkante U in Abb. 34, 43, 54), während der rechte Seitenrand dorsad aufgebogen ist (auch in dieser Hinsicht sind die Verhältnisse bei *Neurigona* wegen der symmetrischen Form am übersichtlichsten); dadurch paßt sich das 8. Segment dem 7. an, das seine ursprüngliche Orientierung beibehalten hat.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß das Postabdomen in der Cranialregion des 8. Segments eine Torsion im Uhrzeigersinn um 90° erfahren hat. Eine Drehung im gleichen Sinn um weitere 90° ist zwischen dem 8. und dem 9. Segment erfolgt; demnach liegt ein Hypopygium inversum vor. Eine Folge der Inversion ist die Umkehrung der Dorsoventral-Orientierung des Hypopygiums, indem seine morphologische Dorsalseite unten, seine Ventralseite oben liegt; auch die Rechts-Links-Orientierung wäre umgekehrt, wenn nicht zusätzlich noch eine andersartige Lageveränderung stattgefunden hätte.

Dieser zusätzliche Lagewechsel besteht darin, daß das Hypopygium um 180° über die (topographisch) rechte Seite in Cranialrichtung umgeschlagen ist. Bezogen auf die Hauptebenen des 8. Segments bedeutet dies eine dorsale Aufbiegung. Folgen dieser Umbiegung sind, außer der Wiederherstellung der ursprünglichen Rechts-Links-Orientierung, die Lage des Hypopygs rechts vom 8. Segment, die asymmetrisch linksseitige Lage des Foramens an der Genitalkapsel und eine Umkehrung der Vorn-Hinten-Achse des Hypopygiums derart, daß sein morphologisches Caudalende craniad gerichtet ist. Man muß annehmen, daß die Aufbiegung im zeitlichen Ablauf nach der Inversion stattfindet, da nur bei dieser Reihenfolge die „invertierte" Lage des Hypopygs mit obenliegender Ventralseite verständlich ist.

Ergänzend ist zu bemerken, daß die Achse, um die das Hypopygium umgeschlagen wird, nicht genau vertikal, sondern schräg zu seiner Längsachse steht. So erklärt es sich, daß die Längsachse nicht horizontal zu liegen kommt, sondern schräg abwärts gerichtet ist; das Caudalende des Hypopygs weist also schräg nach unten vorn. Eine horizontale Lage mit genau nach vorn gerichtetem Caudalpol kann durch zusätzliche ventrale Einkrümmung des Postabdomens (Reflexion, Steyskal 1957, oder Deflexion, Griffiths 1972) erreicht werden. Durch diese Einkrümmung, die reversibel und bei Arten mit freistehendem Hypopygium recht auffällig ist, ließen frühere Autoren (z. B. G. H. Hardy 1953) sich täuschen, die annahmen, sie allein sei für die charakteristische Orientierung des Dolichopodiden-Hypopygiums verantwortlich. Crampton führte die gegebenen Verhältnisse ebenfalls auf eine nach unten und vorn gerichtete Bewegung in der Sagittalebene zurück, die er aber nicht als einfache Deflexion, sondern als Anfangsstadium einer nicht zu Ende geführten Circumversion verstand (s. Crampton 1942).

Eine Tendenz zu einer dorsalen Aufbiegung des Hypopygiums gegenüber dem 8. Segment, wie sie bei den Dolichopodiden stets gegeben ist, ist auch bei den Empididen verbreitet, am häufigsten bei Vertretern der Clinocerinae und Hemerodromiinae, in diesen Fällen aber ohne gleichzeitige Inversion. Bei den Microphorinae scheinen dagegen sehr ähnliche Verhältnisse wie bei den Dolichopodiden vorzuliegen, wie aus Fig. 108 und den betreffenden Textangaben (S. 317) von Collin (1961) hervorgeht; die Angaben Bährmanns (1960) sind vielleicht in gleichem Sinne zu verwerten. Schon Hennig (1971) weist darauf hin, daß in der Art der Drehung des männlichen Postabdomens möglicherweise eine Synapomorphie der Microphorinae und der Dolichopodiden vorliegt.

Bei den Cyclorrhaphen (Griffiths 1972) herrschen insofern andere Verhältnisse, als eine Circumversion (Drehung im Uhrzeigersinn um 360°) vorliegt, zu der noch eine Einkrümmung des Postabdomens in Ventralrichtung (Deflexion oder Reflexion) hinzukommt. Die Einkrümmung hat eine gleiche oder ähnliche Orientierung des Hypopygiums wie bei den Dolichopodiden zur Folge, bei abweichender Lage des 8. Sternits, das im Rahmen der Circumversion um 180° auf die Dorsalseite verlagert wurde und infolgedessen nicht links, sondern dorsal bis caudal liegt; dementsprechend ist auch die Öffnung zwischen dem 8. und dem 9. Segment nicht asymmetrisch links, sondern median gelegen.

Übereinstimmungen zwischen Cyclorrhaphen und Dolichopodiden bestehen in der Richtung der Circumversion bzw. Inversion (im Uhrzeigersinn), der Region, in der die Verdrehung stattfindet (zur Hälfte hinter dem 7., zur Hälfte hinter dem 8. Segment), und der Reduktion des 8. Tergits. Bei frisch geschlüpften Platypeziden-Männchen ist die Drehung, die zu einer Circumversion führt, erst zur Hälfte abgelaufen (Kessel & Maggioncalda 1968, Kessel 1968, Griffiths 1972); in diesem Zwischenstadium mit invertiertem Hypopygium liegt das 8. Sternit, wie bei den Dolichopodiden, links. Eine für dieses Stadium charakteristische, von den zitierten Autoren abgebildete Abbiegung des Abdomenendes nach rechts hat mit der dorsalen (rechtsseitigen) Umbiegung des Dolichopodiden-Hypopygs offenbar nichts gemein, denn die Abbiegungsstelle liegt vor dem 8. Segment und damit weiter cranial. Die genannten Übereinstimmungen können nicht für phylogenetische Rückschlüsse verwertet werden, da eine vergleichbare Drehung, teils um 180°, teils um 360° und stets im Uhrzeigersinn, bei den Brachyceren und selbst bei den Nematoceren offensichtlich mehrmals unabhängig zustande gekommen ist (s. Crampton 1942) und angesichts dessen mit noch weiter gehenden Konvergenzen gerechnet werden muß, soweit es Merkmale betrifft, die mit der Torsion im Zusammenhang stehen. Geht man von der wohl hinreichend begründeten Annahme aus, daß die Dolichopodiden mit den Empididen eine monophyletische Gruppe bilden, so können ihre Übereinstimmungen mit den Cyclorrhaphen ohnehin nur auf Konvergenz beruhen, da im Grundplan der Empididen weder eine permanente Torsion des Hypopygs noch eine ausgeprägte Reduktion des 8. Tergits gegeben ist.

Die Annahme einer Drehung im Uhrzeigersinn (Inversion) wird bei den untersuchten Dolichopodiden durch den Verlauf des Ductus ejaculatorius bestätigt, der im Praeabdomen ventral vom Darm liegt und im Bereich des Postabdomens links vom Enddarm aufsteigt, um im Gonoporus das über dem After gelegene äußere Kopulationsorgan zu erreichen. Bei *Sciapus* ist der Ductus ejaculatorius bis zum Eintritt in das Hypopygium paarig.

Bährmann (1966, Fig. 6) bildet den Verlauf von Darm und Genitaltrakt für drei Individuen (A, B, C) aus den Gattungen *Dolichopus* und *Hercostomus* ab. Aus seinen Befunden zieht er den Schluß, bezüglich der Torsion herrschten uneinheitliche Verhältnisse, indem entweder eine Drehung um 360° oder überhaupt keine Drehung

erfolgt sei. Tatsächlich ist ihm in allen drei Fällen eine Fehlinterpretation unterlaufen. Er berücksichtigte nicht, daß das Hypopygium zusätzlich zur Torsion noch eine Umbiegung nach vorn erfahren hat. Will man die Torsion für sich betrachten, so ist es nötig, sich zuvor die Umbiegung rückgängig gemacht zu denken, sich also vorzustellen, das Hypopygium werde um 180° nach rechts und caudad zurückgeklappt, so daß sein morphologisches Caudalende wieder in Caudalrichtung weist. Berücksichtigt man dies bei Betrachtung der Abbildungen Bährmanns, so wird ohne weiteres ersichtlich, daß der Aedeagus nicht rechts, sondern (topographisch gesehen) dorsal vom Enddarm liegt. Was den im Praeabdomen gelegenen Abschnitt des Genitaltrakts betrifft, muß man die Ausgangslage nicht rechts, sondern ventral vom Darm suchen. Daraus ergibt sich, daß in den Fällen A und C eine Torsion im Uhrzeigersinn um 180° vorliegt; die Verhältnisse stimmen völlig mit den oben wiedergegebenen eigenen Beobachtungen überein. Der einzige Unterschied zwischen A und C besteht darin, daß eine U-förmige Schlinge des Ductus ejaculatorius im Bereich der Segmente 6 und 7 im einen Fall rechts, im anderen links vom Darm liegt. Da diese Schlinge aber jeweils auf der gleichen Seite auf- und absteigt, also nicht um den Darm herumzieht, ist sie für die Frage nach der Torsion ohne Belang. Fall B gibt Verhältnisse wieder, die unter den obigen Voraussetzungen im Sinne einer Torsion um 180° entgegen dem Uhrzeigersinn gedeutet werden müssen. Gegen die Richtigkeit der betreffenden Abbildung und Beschreibung müssen Bedenken angemeldet werden, denn eine solche Linksdrehung müßte auch äußerlich erkennbar sein. Fälle einer anomalen Ausbildung des Skeletts erwähnt Bährmann aber nirgends in seiner Arbeit, und es ist deshalb wohl ausgeschlossen, daß ihm ein Fall von Linksdrehung vorlag.

Im 8. Segment der untersuchten Dolichopodiden wurden ein unpaarer, asymmetrisch gelegener Muskel (10) und ein Muskelpaar (11) festgestellt (Abb. 14, 35, 48, 65); der rechte Muskel des Paars (r. 11) ist, außer bei *Neurigona* (Abb. 48), schwächer entwickelt als der linke (l. 11).

Muskel 10 ist wahrscheinlich ein dorsaler Längsmuskel (der mediale?) des 8. Segments, wobei offen bleiben muß, ob er dem vereinigten linken und rechten oder nur dem linken Muskel entspricht. Seine mutmaßliche Homologie ergibt sich aus der Lage seiner vorderen Ansatzstelle; diese befindet sich an der Dorsalseite des 8. Segments hinter der Insertionsstelle des dorsalen Muskels des 7. Segments (12), und zwar an der Membran *(Rhaphium, Sciapus, Neurigona,* auch *Argyra)* oder an der Skleritbrücke, die oben als 8. Tergit (T8) gedeutet wurde *(Dolichopus)*. Der hintere Ansatz liegt bei *Neurigona* am Rand des Genitalkapsel-Foramens (Abb. 48), bei den übrigen Vertretern in der linken Hälfte des 8. Sternits, an dessen Seitenrand (*Argyra*, Abb. 14) oder an der dem Rand benachbarten Fläche (*Rhaphium, Sciapus,* Abb. 35, *Dolichopus,* Abb. 65). Ist die Deutung als dorsaler Längsmuskel richtig, so verhält sich *Neurigona* primitiver als die übrigen untersuchten Vertreter, indem der Muskel bei ihr noch das 8. mit dem 9. Segment verbindet, während er bei den anderen Gattungen seinen hinteren Ansatz auf das 8. Sternit verlagert hat.

Die Muskeln 11 entspringen mit breiter Fläche am 8. Sternit und inserieren am Rand des Foramens, entweder am Rand der Genitalkapsel selbst

oder im angrenzenden Bereich der Intersegmentalregion; in dieser Hinsicht können der linke und der rechte Muskel sich verschieden verhalten. Aller Wahrscheinlichkeit nach verkörpern sie das ventrale Längsmuskelpaar des 8. Segments.

Das Hypopygium kann vom 8. Segment, dem es in Ruhe anliegt, abgespreizt werden (Abb. 2, 27). Diese Bewegung ist der Inversion entgegengerichtet und scheint eine Amplitude von höchstens 90° zu erreichen; bei *Dolichopus* wird die Beweglichkeit durch eine Skleritbildung in der Intersegmentalregion (Sk8—9, Abb. 54) beeinträchtigt. Ob eine Bewegung dieser Art im Leben tatsächlich vorkommt, ist unbekannt. Nach dem anatomischen Befund kann sie nur durch den Druck der Hämolymphe hervorgerufen werden; als Antagonist käme der linke Muskel 11 in Frage. Im übrigen dürfte die Muskulatur des 8. Segments vor allem für leichte Verschiebungen des Hypopygs verantwortlich sein, wie sie Bährmann (1966) beobachtete.

## VI. Der Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums

In den vorhergehenden Abschnitten wurde bereits erörtert, inwieweit die beschriebenen Merkmale innerhalb der Familie als plesiomorph oder als apomorph einzuschätzen sind. Aus der Summe der als plesiomorph gedeuteten Merkmale ergibt sich der mutmaßliche Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums. Dieser kann zusammenfassend folgendermaßen charakterisiert werden:

Apomorphe Merkmale, die dem Grundplan der Empididen fehlen:

a) Das Hypopygium ist invertiert und auf die Dorsalseite des um 90° gedrehten 8. Segments umgeschlagen, so daß es rechts von diesem zu liegen kommt, seine Dorsalseite ventrad bis posteroventrad und sein Caudalpol craniad bis anteroventrad gerichtet ist; die Öffnung zwischen dem 8. und dem 9. Segment befindet sich am letzteren asymmetrisch links. Das 8. Tergit ist reduziert.

b) Das Periandrium und der craniale Teil des Hypandriums (Prohypandrium) sind zu einer einheitlich sklerotisierten Genitalkapsel verschmolzen. Der caudale Teil des Hypandriums (Opisthypandrium) kann gegenüber dem cranialen elastisch in Dorsoventralrichtung abgebogen werden.

c) Der Aedeagus liegt in einer tief eingesenkten „inneren Genitalkammer", an deren Wand eigene Muskeln (3 und 4) inserieren. Die Samenspritze ist mit einer Apophyse der Hypandriumbrücke, dem Aedeagus-Stützrohr, verwachsen. (Ob die Ausbildung eines Dorsalanhangs ebenfalls ein Grundplanmerkmal ist, ist noch nicht geklärt.)

d) Der Ursprung von Muskel 9 ist vom Proctiger auf das 9. Segment (Genitalkapsel) verlagert.

Apomorphe Merkmale des Grundplans, die sich auch bei Empididen finden und wahrscheinlich Synapomorphien der Empidoidea oder einer größeren Verwandtschaftsgruppe darstellen:

e) Das Epandrium ist nicht als selbständiges Sklerit entwickelt; es ist zurückgebildet (Griffiths 1972) oder mit den Basimeren verschmolzen (Ulrich 1972). (Synapomorphie der Empidoidea und der Cyclorrhapha? — Griffiths 1972; s. Abschnitt VII.)

f) Im Bereich von Hypandriumarm und -brücke ist ein Apodem (Hypandriumapodem) eingefaltet, an dem der mutmaßliche Dorsoventralmuskel des Genitalsegments (Muskel 6) ansetzt.

g) Ein Levator des Hypandriums (Muskel 5) verbindet den Hypandriumarm oder das Hypandriumapodem mit der Lateralfläche des Basimers.

h) Ein Abduktor des Telomers fehlt; nur der Adduktor ist erhalten (Muskel 7).

Merkmale, die dem Grundplan beider Familien zukommen und deren Bewertung als apomorph oder plesiomorph unsicher ist:

i) Der rechte und der linke Hypandriumarm sind caudal vom Aedeagus durch eine Skleritbrücke (Hypandriumbrücke) miteinander verbunden.

k) Zwischen Vesica und Ejakulationsapodem ist ein Scharniergelenk ausgebildet.

l) Muskel 2 entspringt am Hypandrium.

Bei der Behandlung der einzelnen Vertreter wurde auf deren Autapomorphien bereits hingewiesen. In diesem Zusammenhang sollen für den Grundplan die folgenden plesiomorphen Merkmale hervorgehoben werden:

m) Das Hypopygium ist äußerlich und innerlich symmetrisch, von der asymmetrischen Lage des Foramens und etwaiger Asymmetrie innerer Organe, die diesem unmittelbar benachbart sind, abgesehen.

n) Zwischen Pro- und Opisthypandrium ist median weder eine membranöse Trennzone noch eine Naht vorhanden.

o) An der Basis des Telomers ist ein dikondyles Gelenk ausgebildet, das Abduktions- und Adduktionsbewegungen ermöglicht. Der Adduktormuskel inseriert am Telomer selbst.

p) Die Cerci sind bis zu ihrer Basis, einschließlich der dorsalen Ansatzfläche von Muskel 8, sklerotisiert.

q) Sämtliche Muskeln 1—9 sind vorhanden. Muskel 6 ist ungeteilt; Muskel 9 ist ebenfalls ungeteilt, aber zweiköpfig.

An die obenstehende Merkmalsaufzählung sollen keine phylogenetischen Überlegungen angeschlossen werden. Die vorgelegten Ergebnisse stehen noch zu isoliert für sich, um eine tragfähige Grundlage für weitreichende Folgerungen abgeben zu können, zumal ein Teil der herausgestellten Strukturen in der bisherigen Literatur nicht oder nur in geringem Umfang berücksichtigt ist. Es war lediglich beabsichtigt, auf einige Merkmale hinzuweisen, deren Beachtung bei künftigen Arbeiten zur Phylogenie der Familie und zur Frage nach ihrer Schwestergruppe von Nutzen sein kann.

## VII. Ergänzende Bemerkungen zur Homologie

Die mutmaßliche Homologie der Teile des 8. Segments und der Muskulatur wurde bereits in den betreffenden Abschnitten, die der Skeletteile des

Hypopygiums bei der Behandlung von *Argyra* dargestellt. An dieser Stelle sind noch einige Bemerkungen zu den Homologisierungsversuchen anderer Autoren anzuschließen.

Über die Homologie des männlichen 8. Segments als Ganzes, wie auch der vorhergehenden Segmente, bestanden schon in der bisherigen Literatur keine Zweifel. Darüber hinaus scheint, mit Ausnahme von Crampton (z. B. 1942), keiner der früheren Autoren eine präzise Vorstellung von der Lage der morphologischen Hauptebenen des 8. Segments und der Homologie seiner Teile entwickelt zu haben. Auf die richtige Deutung des 8. Sternits durch Crampton wurde bereits im betreffenden Abschnitt hingewiesen. Bährmann (1966) gibt eine nicht ganz zutreffende Beschreibung mit Abbildung (Fig. 3) von der Muskulatur der Segmente 7 und 8 von *Dolichopus,* ohne dabei einen Homologisierungsversuch zu unternehmen.

Zur Homologie der Hypopygium-Muskulatur äußerte sich Bährmann (1966) vorsichtig, indem er versuchte, die von ihm bei *Dolichopus* festgestellten Muskeln mit denjenigen zu homologisieren, die Tréhen (1963) von Arten der Empidinae beschrieben hatte. Dieser Versuch konnte nur teilweise gelingen, da die Unterschiede zwischen den zur Verfügung stehenden Vertretern beider Familien zu groß sind, um einen direkten Vergleich zuzulassen. Erschwerend kam noch hinzu, daß für beide Gruppen damals noch keine konsequente Homologisierung der Skeletteile erarbeitet war. Wie sich die Homologie der Muskeln Bährmanns und Tréhens auf Grund der jetzt vorliegenden Ergebnisse darstellt, kann aus den Homologielisten entnommen werden, die im Abschnitt über die Muskulatur für jeden der Muskeln 1—9 eigener Zählung gegeben wurden.

Für das Hypopygium-Skelett geben die Arbeiten von Griffiths (1972) und Negrobov (1971, Negrobov & Stackelberg 1971) den letzten Stand der Literatur zur Homologiefrage wieder. Weiter zurückliegende Arbeiten, unter denen diejenige Buchmanns (1961) die wichtigste ist, werden von Negrobov & Stackelberg diskutiert, so daß es sich erübrigt, an dieser Stelle auf die ältere Literatur einzugehen.

Griffiths wendet seine Periandrium-Hypothese nicht nur auf die Cyclorrhaphen, sondern auch auf die Empidoidea (= Orthogenya Brauer) an. Sie besagt, daß das Epandrium reduziert und das paarige (Empididae) oder unpaare Sklerit auf der Lateral- und Dorsalseite des Hypopygs allein den Basimeren homolog ist. Faßt man diese Theorie weiter, indem man es offenläßt, ob das Epandrium reduziert oder nur mit den Basimeren verschmolzen ist, so pflichte ich Griffiths bei. Griffiths hält den Besitz eines Periandriums für eine Synapomorphie der genannten Gruppen, die er dementsprechend unter dem Namen Eremoneura Lameere zusammenfaßt. Für diese Auffassung scheint tatsächlich einiges zu sprechen, wenn auch die Möglichkeit einer Konvergenz nicht ganz ausgeschlossen werden kann.

Für die Dolichopodiden äußert Griffiths die Vermutung, daß die Genitalkapsel zu einem großen Teil vom Hypandrium gebildet wird. Dies leitet er aus ihren Muskelverbindungen mit dem Ejakulationsapodem (nach Bährmann 1966) ab. In gleichem Sinne könnte man auch die Insertion der Ventralmuskeln des 8. Segments (11) am Rand des Genitalkapsel-Foramens deuten. Damit ist aber noch nichts über die etwaige Beteiligung anderer Elemente des Genitalsegments am Aufbau der Kapsel gesagt. Nach den vorliegenden Befunden halte ich die Beteiligung des Periandriums für gesichert. Wo die einstigen Grenzen zwischen den Skelettelementen zu suchen sind, ist noch unbekannt. Die Ursprungsflächen der Muskeln können hierfür keine zuverlässigen Anhaltspunkte liefern, denn aller Anschein spricht dafür, daß sie nach der nahtlosen Verschmelzung der Skeletteile nicht mehr von den ehemaligen Grenzen abhängig sind, sondern sich über diese hinaus ausdehnen oder verlagern konnten.

Die Homologisierung der Teile durch Negrobov (bzw. Negrobov & Stakkelberg) bedeutet gegenüber der älteren Literatur einen wesentlichen Fortschritt. Negrobov entwickelte innerhalb der Familie eine einheitliche Terminologie, die von derjenigen des Dipteren-Grundplans zwar noch abweicht, ihr aber näher kommt als alle früheren Homologisierungsversuche. Vor allem erkannte er die Zugehörigkeit des Opisthypandriums zum Hypandrium und die des Telomers zum Paramer („Gonopoden"), letztere auch im Fall der Dolichopodinae, worin er Buchmann (1961) berichtigt. Ihm entging aber, daß in der Genitalkapsel die Basimeren und ein Teil des Hypandriums enthalten sind. So erklären sich die Diskrepanzen zwischen seiner und der hier vertretenen Interpretation: Negrobov deutet die Genitalkapsel als Epandrium, das Telomer als Paramer (von ihm als „Gonopode" bezeichnet) und das Opisthypandrium als Hypandrium; Fälle mit abgegliedertem Opisthhypandrium (wie bei *Rhaphium* oder — von Negrobov nicht erwähnt — bei *Dolichopus ungulatus*) hält er für primitiv.

Bei einem Teil der Familie, z. B. *Argyra, Neurigona* und den Dolichopodinae, unterscheidet Negrobov jederseits zwei Gonopoden (oder Gonopoden-Lamellen), einen dorsalen und einen ventralen. Der dorsale ist bei den genannten Gattungen das Telomer, der ventrale der Apikoventralfortsatz des Basimers. Die Annahme, daß beide Teile durch Spaltung des Telomers („Gonopoden") entstanden seien, halte ich in diesen Fällen für unwahrscheinlich, da nur der „dorsale Gonopode" in größerem Umfang gegenüber dem Basimer beweglich ist und vom Adduktormuskel direkt oder durch Vermittlung der Zugplatte bewegt wird — was allerdings nicht ausschließen muß, daß dabei sekundär auch der Apikoventralfortsatz in geringem Maße abgebogen werden kann (s. die diesbezüglichen Beobachtungen von Bährmann 1966 an *Dolichopus*). Anders liegen die Verhältnisse vermutlich bei den Medeterinae und einigen Sciapodinae, bei denen (nach Negrobov & Stackelberg) tatsächlich ein distal gespaltener „Gonopode" vorhanden zu sein scheint. Ohne die Objekte aus eigener Anschauung zu kennen, möchte

ich vorläufig annehmen, daß der verzweigte Anhang in diesen Fällen entweder allein dem Telomer oder allein einem Fortsatz des Basimers entspricht, daß er also nur einer der beiden „Lamellen" von *Argyra, Neurigona* und *Dolichopus* homolog ist.

Den ventralen Fortsatz des Basimers oder eine an entsprechender Stelle befindliche Borstengruppe bezeichnet Negrobov als „Surstylus". Dieser Name setzt die Zugehörigkeit zum Epandrium voraus, die in dieser Lage, ventral von der Gelenkung des Telomers, mit Sicherheit nicht gegeben ist; er sollte deshalb besser durch eine morphologisch neutrale Bezeichnung ersetzt werden, zumal homologe Bildungen in anderen Familien offenbar nicht vorhanden sind.

Zur Homologie des Dorsalanhangs äußert Negrobov sich nicht. Dies ist insofern auch berechtigt, als mit homologen Bildungen in anderen Familien nicht zu rechnen ist, da die Appendix eine autapomorphe Neuerwerbung der Dolichopodiden ist und im Grundplan der Empidoidea noch fehlt. Sollte trotzdem Homologie mit dem Epiphallus cyclorrhapher Fliegen bestehen, wie Wesché (1906) und Buchmann (1961) annehmen, so kann dies nur im Sinne konvergenter Ausformung homologer Bezirke (in diesem Fall: der dorsalen Aedeagusbasis) verstanden werden. Zu bemerken ist aber, daß Buchmann unter dem Begriff „Appendix dorsalis" innerhalb der Familie verschiedene Bildungen zusammenfaßt, die untereinander nicht homolog sind (z. B. bei *Neurigona* das Cercuspaar, bei *Sciapus* das „Organ x").

In der Homologisierung der Cerci mit den gleichnamigen Teilen im Grundplan der Dipteren stimme ich mit Negrobov & Stackelberg und früheren Autoren überein. Ob es sich tatsächlich um echte Cerci, d. h. Extremitäten des 11. Abdominalsegments, handelt, soll nicht erörtert werden. Stellungnahmen der Literatur zu dieser Frage finden sich bei van Emden & Hennig (1956) und Griffiths (1972) zitiert.

## VIII. Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums und des 8. Abdominalsegments werden für 5 Dolichopodiden-Arten, die verschiedenen Unterfamilien angehören, beschrieben.

Der Versuch wird unternommen, die Skeletteile und die Muskeln mit denen der Empididen und anderer Brachyceren zu homologisieren. Dabei ergeben sich einige Berichtigungen zur diesbezüglichen Literatur und zu einer vorausgegangenen Arbeit über das Empididen-Hypopygium (Ulrich 1972).

Eine Vorstellung vom hypothetischen Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums wird entwickelt.

Die für das Dolichopodiden-Hypopygium charakteristische Orientierung, die in einer Umkehr der Dorsoventralrichtung und der Vorn-Hinten-Achse besteht, und seine Lage rechts vom 8. Abdominalsegment werden als das Ergebnis einer

Inversion (Drehung im Uhrzeigersinn um 180°) und einer nachfolgenden Umbiegung auf die Dorsalseite des 8. Segments erklärt.

Die bei Ansicht von links sichtbare sklerotisierte Fläche im Bereich des 8. Segments wird als Sternit gedeutet. Das zugehörige Tergit ist als Sklerit schwach entwickelt oder ganz zurückgebildet.

## IX. Summary

*The hypopygium of the Dolichopodidae (Diptera):*
*Homologies and groundplan characters*

The skeleto-muscular system of the hypopygium and 8th abdominal segment is described in 5 species of Dolichopodidae as representatives of 5 different subfamilies.

The probable homologies of the skeletal parts and muscles between Dolichopodidae, Empididae, and other brachyceran families are discussed. Some corrections to the literature on this subject, including an earlier paper of the author on the empidid hypopygium, are proposed.

The hypothetical groundplan of the dolichopodid hypopygium is discussed.

The position of the dolichopodid hypopygium which lies to the right of the 8th abdominal segment, as well as its normal orientation upside down and the caudal pole directed forward, are explained by the hypothesis that there has been a clockwise torsion through 180° (or inversion) followed by a reflexion to the dorsal side of the 8th segment.

The sclerotized area of the 8th abdominal segment exposed to the left is regarded to be the sternite of that segment. The tergite of the same is reduced or even absent.

## X. Literatur

Bährmann, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.

— (1966): Das Hypopygium von *Dolichopus* Latreille unter besonderer Berücksichtigung der Muskulatur und der Torsion (Diptera: Dolichopodidae). Beitr. Ent. (Berlin) 16: 61—72.

Becker, Th. (1917—1918): Dipterologische Studien: Dolichopodidae, A: Paläarktische Region. N. Acta Acad. Leop. (Halle) 102: 113—361, 103: 203—315, 104: 35—214.

Bonhag, P. F. (1951): The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Trans. amer. ent. Soc. 77: 131—202.

Buchmann, W. (1961): Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodiden. Zoologica (Stuttgart) 39, Lfg. 5, Heft 110: 51 S., 13 Tafeln.

Cole, F. R. (1927): A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two-winged flies). Proc. Calif. Acad. Sci., (Ser. 4), 16: 397—499.

Collin, J. E. (1961): British flies, VI: Empididae. viii + 782 S. University Press, Cambridge.

Crampton, G. C. (1942): The external morphology of the Diptera. In: Guide to the insects of Connecticut, Part VI: The Diptera or true flies of Connecticut, 1st fascicle. Bull. Conn. State geol. nat. Hist. Surv. 64: 10—165.

De Geer, C. (1776): Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Tome 6. VIII + 523 S., 30 Tafeln. Hesselberg, Stockholm.

Griffiths, G. C. D. (1972): The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. Series entomologica 8: 340 S. Junk, The Hague.

Haliday, A. H. (1832): The characters of two new dipterous genera, with indications of some generic subdivisions and several undescribed species of Dolichopidae. Zool. J. (London) 5: 350—367, Taf. 15.

Hardy, G. H. (1953): The phylogeny of Diptera, 2: Dolichopodidae. Ent. monthly Mag. 89: 7—11.

Hennig, W. (1936 a): Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren. Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 328—370.

— (1936 b): Der männliche Kopulationsapparat der Dipteren III, Psychodidae und Asilidae. Zool. Anz. 114: 177—186.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III: Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 S.

Kessel, E. L. (1968): Circumversion and mating positions in Platypezidae — an expanded and emended account (Diptera). Wasmann J. Biol. 26: 243—253.

— & E. A. Maggioncalda (1968): A revision of the genera of Platypezidae, with the descriptions of five new genera, and considerations of phylogeny, circumversion, and hypopygia. Wasmann J. Biol. 26: 33—106.

Loew, H. (1850): Beitrag zur Kenntniss der *Rhaphium*-Arten. Ent. Ztg. (Stettin) 11: 85—95, 101—133, Taf. 1.

— (1857): Neue Beiträge zur Kenntniss der Dipteren, 5. Beitrag: Die Familie der Dolichopoden. Progr. Realsch. Meseritz 1857: 1—56. (Sep.: Berlin 1857).

Macquart, J. (1827): Insectes Diptères du nord de la France: Platypézines, Dolichopodes, Empides, Hybotides. Rec. Trav. Soc. Sci. Agr. Arts Lille 1826/1827: 213—291, 1 Tafel. (Unvollständig, ohne Empides und Hybotides.—Sep., vollständig: Lille 1827: 159 S., 4 Tafeln.)

Negrobov, O. P. (1971): (Homologie und Nomenklatur der Teile des Hypopygiums der Familie Dolichopodidae [Diptera].) Proc. 13th int. Congr. Ent. (Moscow, 1968) 1: 275—276 (Russisch).

— & A. A. Stackelberg (1971): Der Bau der Genitalien bei den Dolichopodidae. In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae, (Lfg. 284): 238—242; Taf. 13—16, 21—22. Schweizerbart, Stuttgart.

Neumann, H. (1958): Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. Dtsch. ent. Z., (n. F.), 5: 235—298.

Parent, O. (1938): Diptères Dolichopodidae. Faune de France 35: 720 S. Lechevalier, Paris.

Robinson, H. (1970): The subfamilies of the family Dolichopodidae in North and South America (Diptera). Pap. avuls. Zool. 23: 53—62.

Salzer, R. (1968): Konstruktionsanatomische Untersuchung des männlichen Postabdomens von *Calliphora erythrocephala* Meigen (Insecta, Diptera). Z. Morph. Tiere 63: 155—238.

Snodgrass, R. E. (1904): The hypopygium of the Dolichopodidae. Proc. Calif. Acad. Sci., (Ser. 3, Zool.), 3: 273—294, Taf. 30—33.

— (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithson. misc. Coll. 135, No. 6, Publ. 4309: iii + 60 S.

Stackelberg, A. v. (1930): (Einleitung.) In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae, (Lfg. 51): 1—9. Schweizerbart, Stuttgart.

Steyskal, G. C. (1957): The postabdomen of male acalyptrate Diptera. Ann. ent. Soc. Amer. 50: 66—73.

Tréhen, P. (1963): Contribution à l'étude de l'anatomie de l'hypopygium dans la famille des Empidinae (Diptères-Empidides). Bull. Soc. zool. France 87: 498—508.

— (1971): Recherches sur les Empidides à larves édaphiques. 280 S. Diss. Université de Rennes.

Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.

— (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.

van Emden, F., & W. Hennig (1956): Diptera. In: Tuxen, S. L.: Taxonomist's glossary of genitalia in insects: 111—122. Munksgaard, Copenhagen. (2., revidierte Auflage: Copenhagen 1970, Diptera auf S. 130—141.)

Wesché, W. (1906): The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth. Trans. linn. Soc. London, (Ser. 2), (Zool.), 9: 339—386, Taf. 23—30.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164.

## Verzeichnis der benutzten Abkürzungen

| | |
|---|---|
| Ad | Dorsalanhang = Appendix dorsalis |
| Ae | Aedeagus |
| AeV | rückwärtige Verlängerung des Aedeagus |
| An | Anus |
| BFad | apikodorsaler Fortsatz des Basimers *(Argyra)* |
| BFav | apikoventraler Fortsatz des Basimers |
| BFv | ventraler Fortsatz des Basimers |
| BFvl | lateraler Ventralfortsatz des Basimers *(Neurigona)* |
| BFvm | medialer Ventralfortsatz des Basimers *(Neurigona)* |
| BM | Basimer = Gonocoxit |
| BTM | ventrale Basis des Telomers *(Dolichopus)* |
| C | Cercus |
| Cl | lateraler Cercusast *(Rhaphium)* |
| Cm | medialer Cercusast *(Rhaphium)* |
| Dej | Ductus ejaculatorius |
| Dsk | sklerotisierter Endabschnitt des Ductus ejaculatorius *(Dolichopus)* |
| E | Epandrium |
| EjAp | Ejakulationsapodem (beweglicher Teil der Samenspritze) |
| EjF | Seitenfortsatz des Ejakulationsapodems |
| EPh | Endophallus |
| For | Foramen der Genitalkapsel |
| GAe | Gelenkstelle des Aedeagus *(Sciapus)* |
| GEj | Gelenkstelle des Ejakulationsapodems |
| GP | Gonoporus |
| HA | Hypandriumarm |
| HAp | Hypandriumapodem |
| HBr | Hypandriumbrücke |
| HFa | Hypandriumfalte |
| HFl | lateraler (paariger) Hypandriumfortsatz *(Sciapus)* |
| HL | Verbindungsleiste der Hypandriumapodeme *(Rhaphium)* |
| HR | Hypandriumrinne |
| HW | Hypandriumwulst *(Dolichopus)* |
| IHAp | Linie, entlang welcher das Hypandriumapodem eingefaltet ist (Invaginationsspalt) |
| Kap | Genitalkapsel (Periandrium + Prohypandrium) |
| Ke | Seitenwand der äußeren Genitalkammer (Basimer-Medialfläche) |

| | |
|---|---|
| Ki | Wand der inneren Genitalkammer |
| L | Innenleiste an der Basis des BFv *(Dolichopus)* |
| l. | linker (Muskel oder Fortsatz) |
| LTM | Leiste an der Basis des Telomers *(Dolichopus)* |
| M 8—9 | Intersegmentalmembran zwischen 8. und 9. Segment |
| MHA | membranöse Durchteilung des Hypandriumarms *(Neurigona)* |
| MPr | Membran des Proctiger und Intersegmentalmembran zwischen Proctiger und 9. Segment |
| N | äußere Spur (Naht) der Leiste L *(Dolichopus)* |
| OH | Opisthypandrium |
| OHdi | distaler Teil des Opisthypandriums |
| OHpr | proximaler Teil des Opisthypandriums |
| PH | Prohypandrium |
| PhTr | Phallotrema |
| Pr | Proctiger |
| PrA | Proctigeranhang *(Neurigona)* |
| r. | rechter (Muskel oder Fortsatz) |
| RZPl | Rinne an der Zugplatte *(Dolichopus)* |
| S6—S8 | Abdominalsternite 6—8 |
| Sk | verschiedene Sklerite |
| Sk 8—9 | Sklerit in der Intersegmentalregion zwischen 8. und 9. Segment *(Dolichopus)* |
| Ski | Sklerit in der Wand der inneren Genitalkammer |
| SPr | Proctigersternit = ventrales Proctigersklerit |
| SR | Aedeagus-Stützrohr |
| SW | Scheidewand der Dorsalanhang-Basis *(Neurigona)* |
| T6—T8 | Abdominaltergite 6—8 |
| TM | Telomer = Gonostylus |
| U | verschiedene Umschlagkanten |
| Udi | distale Umschlagstelle des Hypandriums *(Rhaphium)* |
| Upr | proximale Umschlagstelle des Hypandriums *(Rhaphium)* |
| V | Vesica (feststehender Teil der Samenspritze) |
| ZPl | Zugplatte |
| 1—13 | Muskeln, Muskelansatzflächen oder Sehnen |

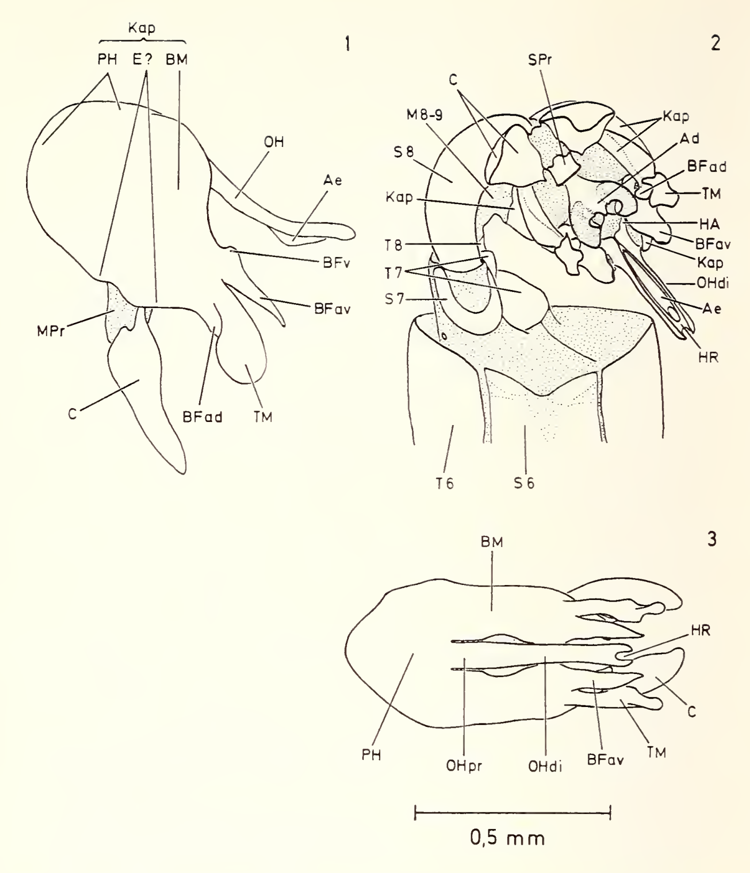



Abb. 1—3: *Argyra auricollis* ♂, Außenansicht von Hypopygium und Postabdomen.

1: Hypopygium in Lateralansicht, von rechts.

2: Postabdomen in Ventral- bzw. (Hypopygium) Caudalansicht. Segmente auseinandergezogen, Hypopygium gegenüber der Ruhestellung nach rechts abgebogen.

3: Hypopygium in Ventralansicht.

Abb. 4—7: *Argyra auricollis* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett. Das Foramen greift über die Medianebene etwas auf die rechte Seite über; die Kontur der Genitalkapselwand ist an dieser Stelle durch unterbrochene Linie angedeutet.

4: Schnittführung in der Medianebene; Ausnahme: Aedeagus mit Samenspritze und Aedeagus-Stützrohr ganz belassen.

5: Schnittführung durch alle Teile in der Medianebene.

6: Aedeagus mit Samenspritze, Aedeagus- Stützrohr und angrenzender Teil der Hypandriumbrücke, Dorsalanhang und Wand der inneren Genitalkammer entfernt.

7: Zusätzlich entfernt sind der Proctiger mit anschließender Membran und ein weiterer Teil der Hypandriumbrücke; aus der Basimer-Medialfläche ist ein Fenster herausgeschnitten.

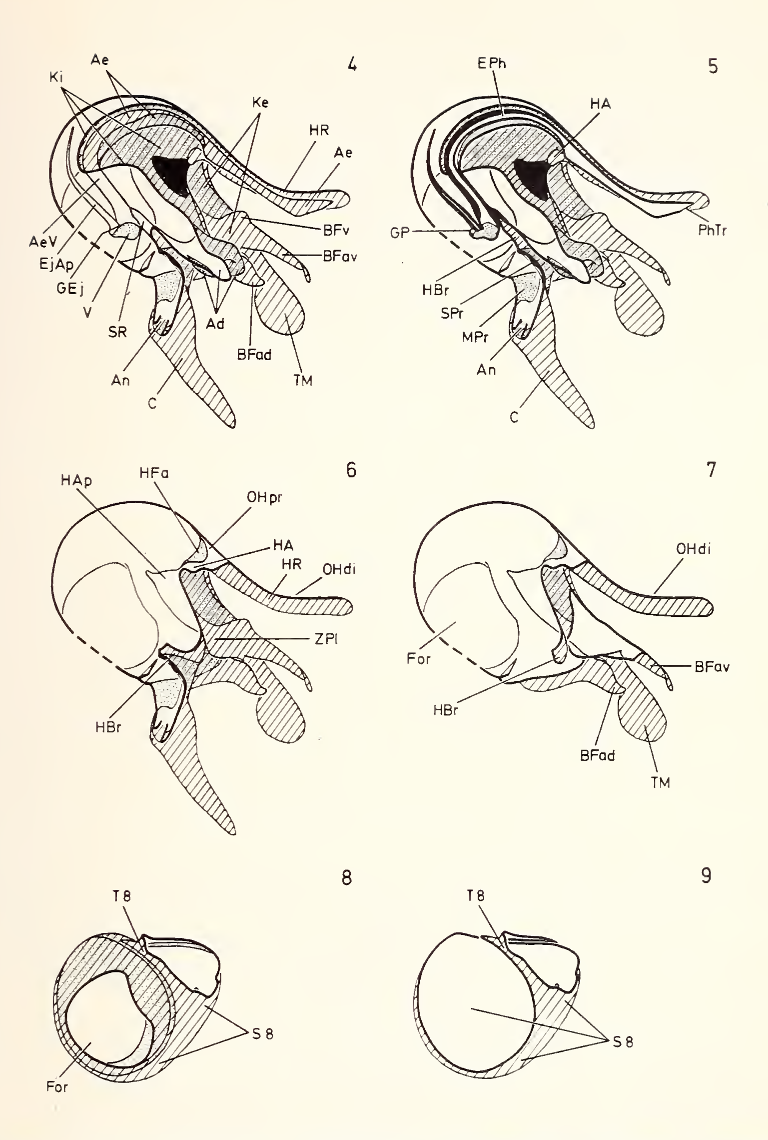



Abb. 8—9: *Argyra auricollis* ♂, Skelett des 8. Segments in gleicher Orientierung wie Abb. 4—7.

8: mit Membranen einschließlich der Intersegmentalmembran zwischen 8. und 9. Segment.

9: ohne Membranen.

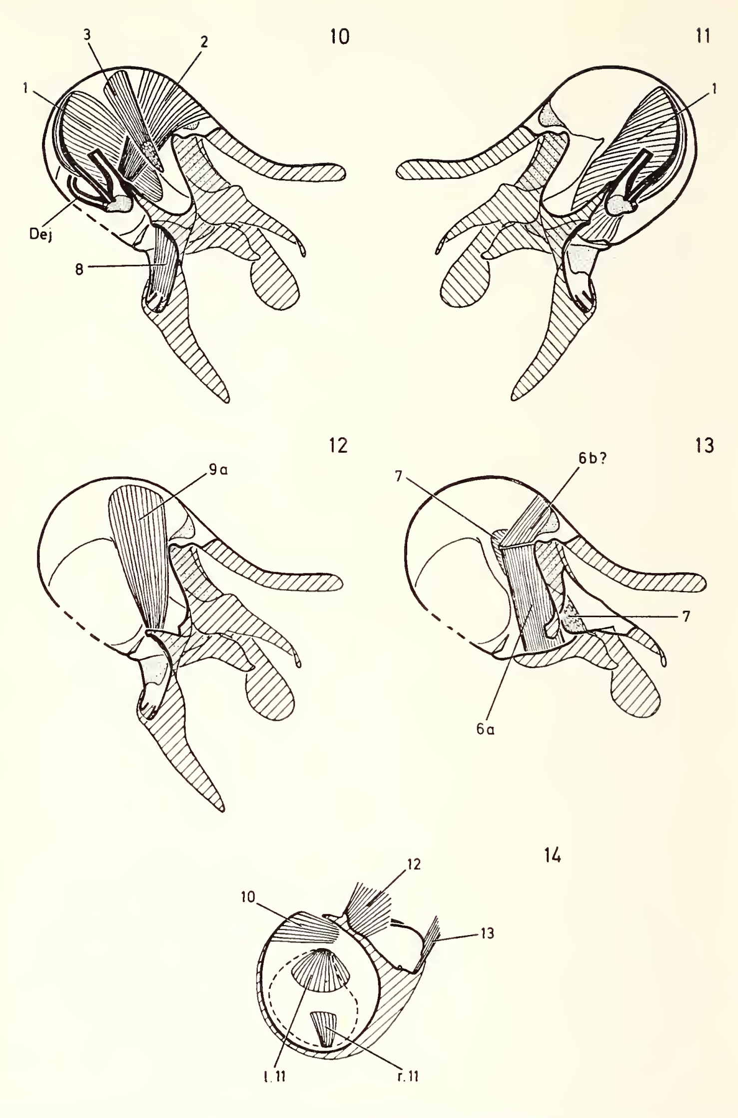



Abb. 10—14: *Argyra auricollis* ♂, Muskulatur des Postabdomens. Zum Skelett vgl. Abb. 4—9.

10, 12, 13: Muskeln der linken Hypopygiumhälfte.

11: Rechte Hypopygiumhälfte mit Muskel 1.

14: Muskulatur der Segmente 7 und 8. Unterbrochene Linie: Umriß des Genitalkapsel-Foramens.

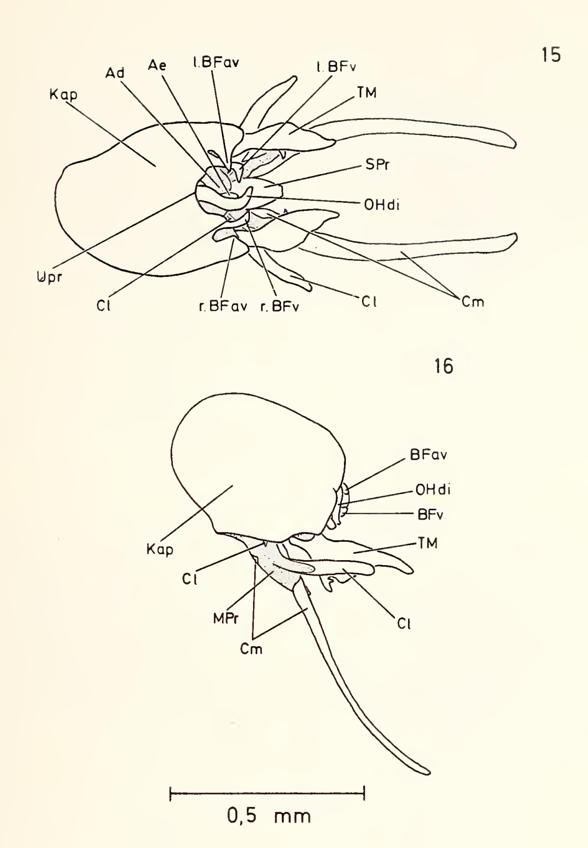



Abb. 15—16: *Rhaphium ensicorne* ♂, Außenansicht des Hypopygiums.

15: Ventralansicht.

16: Lateralansicht von rechts.

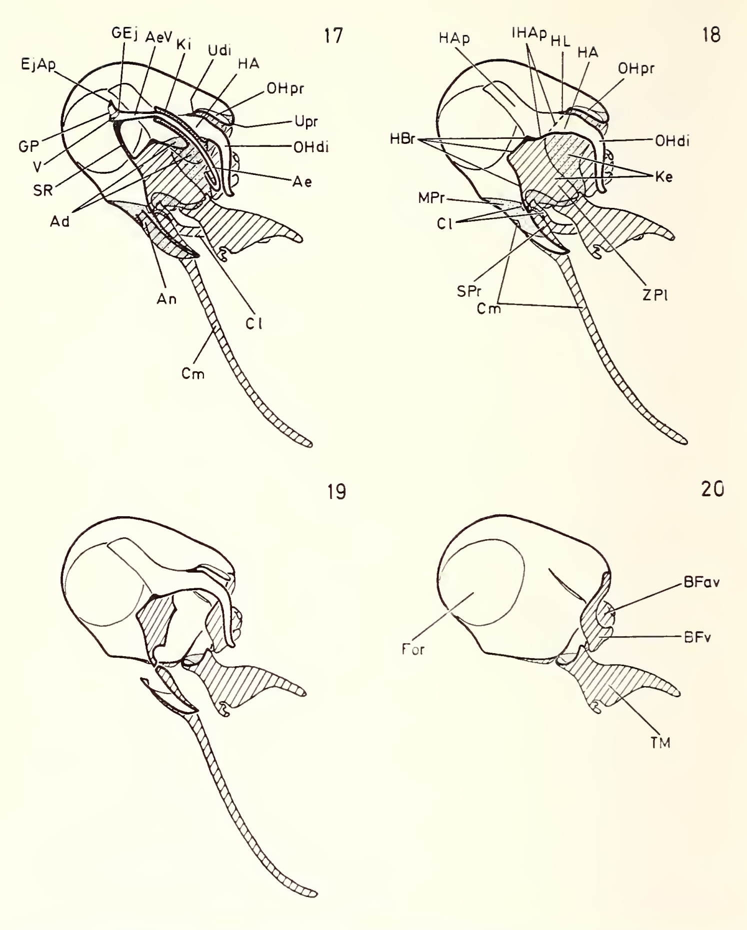



Abb. 17—20: *Rhaphium ensicorne* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett.

17: Schnittführung in der Medianebene, im distalen Abschnitt des Opisthypandriums dessen asymmetrischer Krümmung folgend.

18: Aedeagus mit Samenspritze, Aedeagus-Stützrohr, Dorsalanhang, Wand der inneren Genitalkammer und Membran in der Umgebung des Afters entfernt.

19: Zusätzlich entfernt: Zugplatte, Membran der äußeren Genitalkammer und des Proctiger, lateraler Cercusast.

20: Genitalkapselhälfte mit Telomer. Gegenüber Abb. 19 sind entfernt: abgegliederte Teile des Hypandriums, Rest des Proctiger.

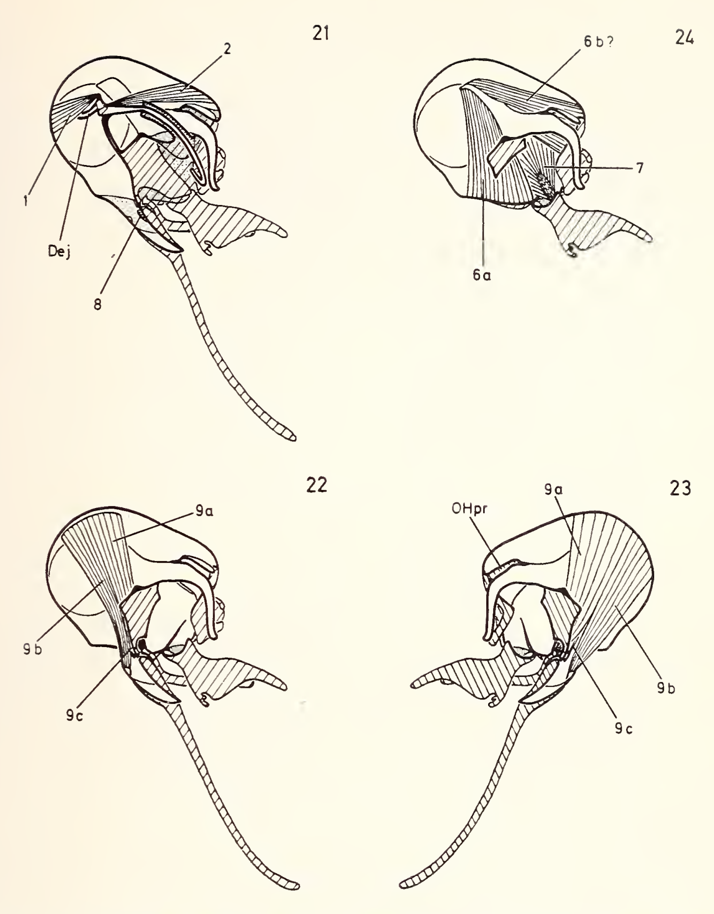



Abb. 21—24: *Rhaphium ensicorne* ♂, Muskulatur des Hypopygiums. Zum Skelett vgl. Abb. 17—20.

21, 22, 24: Muskeln der linken Hypopygiumhälfte.

23: Rechte Hypopygiumhälfte mit Muskel 9.

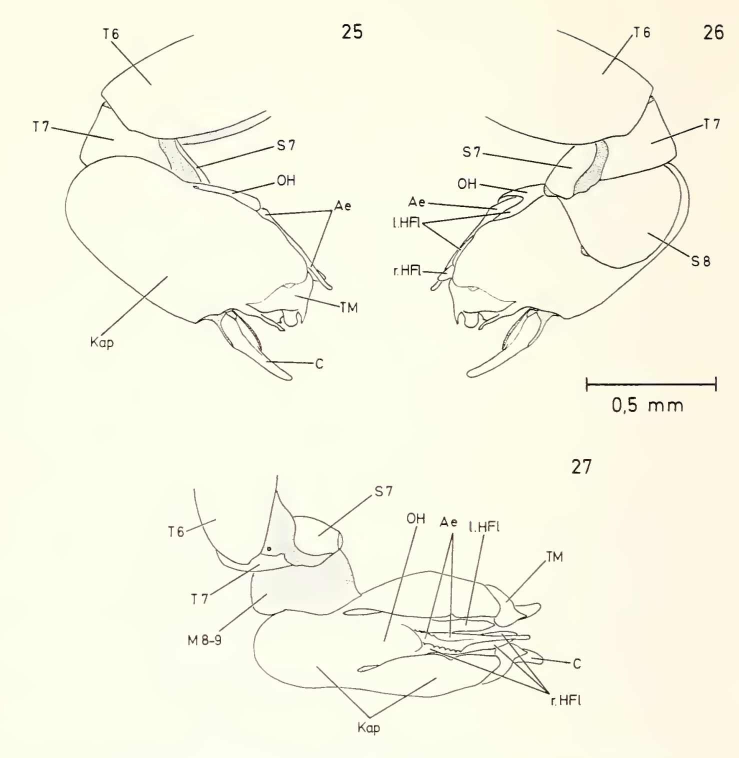



Abb. 25—27: *Sciapus platypterus* ♂, Außenansicht des Postabdomens.

25: Lateralansicht von rechts.

26: Lateralansicht von links.

27: Hypopygium (abgebogen) in Ventralansicht, praegenitale Segmente schräg von rechts.

Abb. 28—31: *Sciapus platypterus* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett.

28: Schnittführung in der Medianebene, im Bereich des Ejakulationsapodems teilweise dessen Stiel (rechts der Medianen) folgend.

29: Aedeagus mit Samenspritze, Aedeagus-Stützrohr, Wand der inneren Genitalkammer und Membran um den After entfernt.

30: Außerdem entfernt: Proctiger mit anschließender Membran und Membran der äußeren Genitalkammer.

31: Zusätzlich entfernt sind die abgegliederten Teile des Hypandriums; übrig bleibt die Genitalkapselhälfte mit Telomer und Zugplatte.

Abb. 32—33: *Sciapus platypterus* ♂, Muskulatur der linken Hypopygiumhälfte. Zum Skelett vgl. Abb. 28—31.

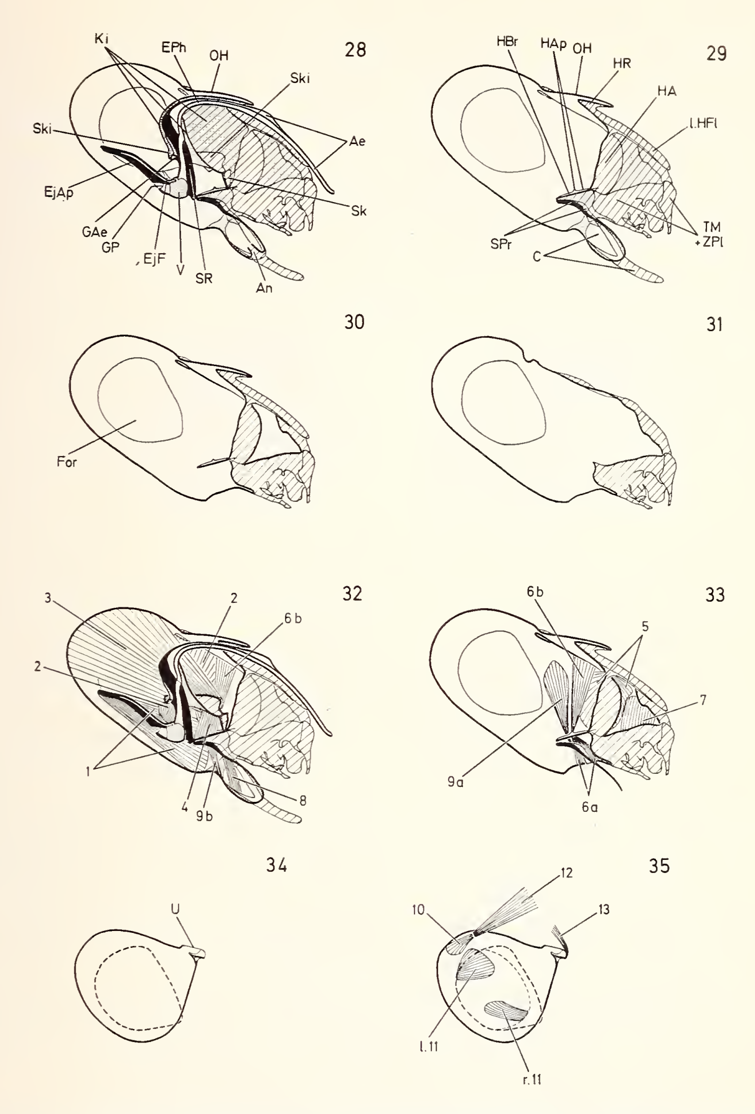



Abb. 34—35: *Sciapus platypterus* ♂, 8. Segment (Sternit) in gleicher Orientierung wie Abb. 28—33. Unterbrochene Linien: Umriß des Genitalkapsel-Foramens und (35) einer Falte der Intersegmentalmembran, die in die Öffnung zwischen 8. und 9. Segment vorspringt (vgl. *Argyra*, Abb. 8, und *Dolichopus*, Abb. 54).

34: Skelett ohne Membranen.

35: Muskeln der Segmente 7 und 8.

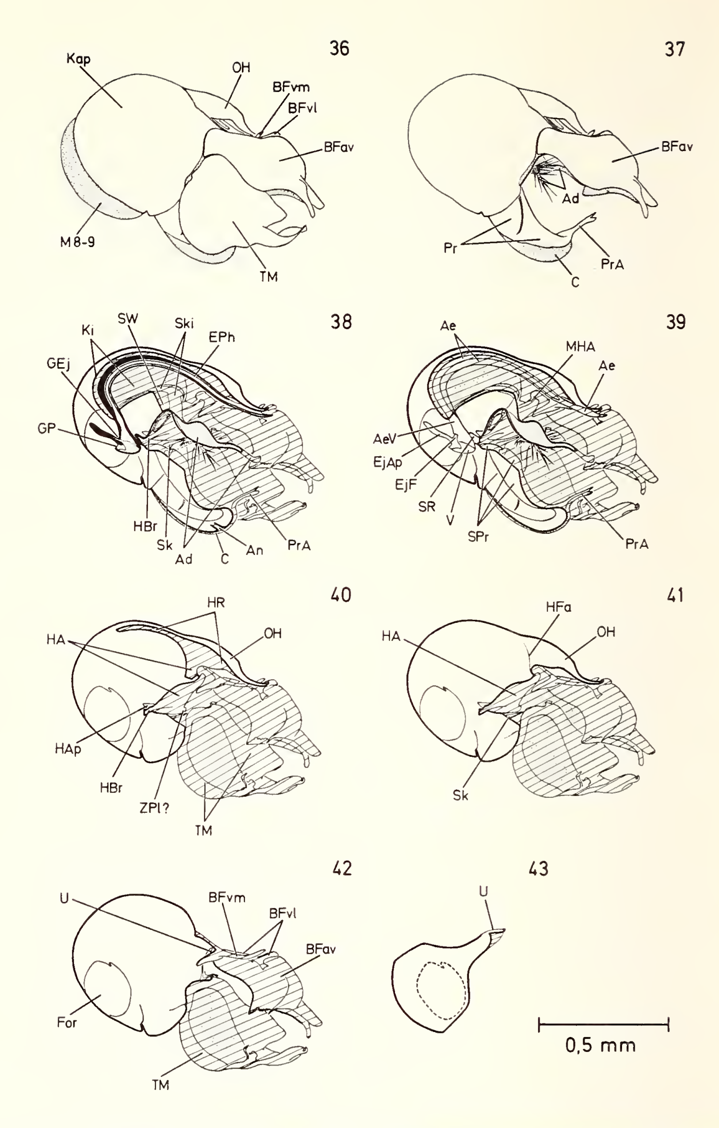



Abb. 36—37: *Neurigona quadrifasciata* ♂, Hypopygium in lateraler Außenansicht, von rechts.

36: Hypopygium und Intersegmentalmembran zwischen 8. und 9. Segment.

37: Hypopygium nach Ernfernen des Telomers.

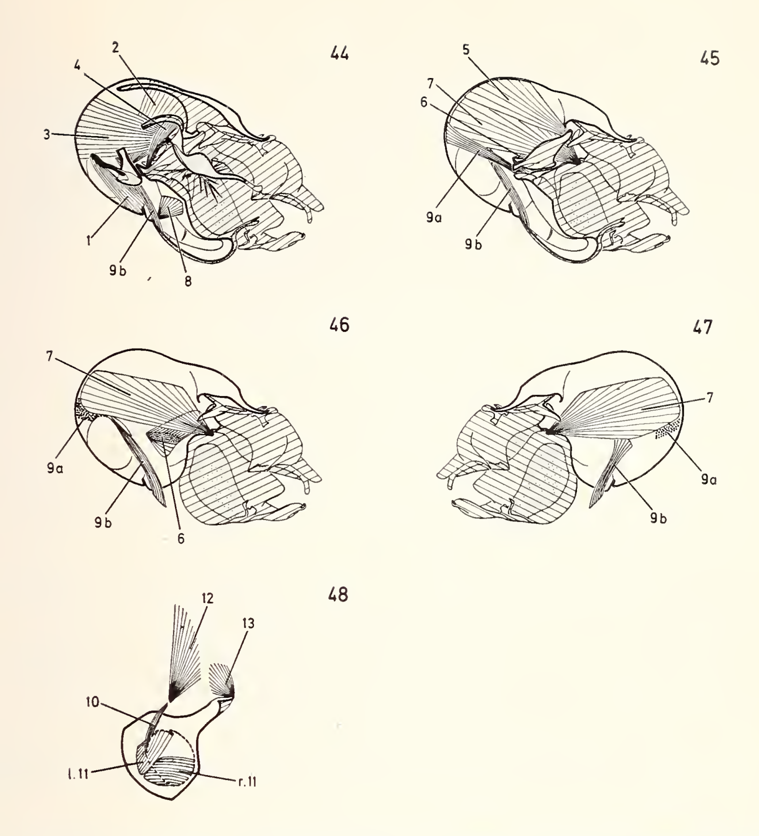



Abb. 38—42: *Neurigona quadrifasciata* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett.

38: Schnittführung in der Medianebene.

39: Scheidewand der Dorsalanhang-Basis entfernt; Aedeagus mit Samenspritze und Aedeagus-Stützrohr ganz belassen.

40: Aedeagus mit Samenspritze, Aedeagus-Stützrohr, Dorsalanhang, Wand der inneren Genitalkammer und Proctiger sowie schmale angrenzende Bezirke entfernt.

41: Wand der Hypandriumrinne zusätzlich herausgeschnitten.

42: Außerdem entfernt: abgegliederte Teile des Hypandriums und Membranen der äußeren Genitalkammer mit Ausnahme derjenigen der Telomer-Medialfläche.

Abb. 43: *Neurigona quadrifasciata* ♂, Skelett des 8. Segments (Sternit, ohne Membranen) in gleicher Orientierung wie Abb. 38—42. Unterbrochene Linie: Umriß des Genitalkapsel-Foramens.

Abb. 44—48: *Neurigona quadrifasciata* ♂, Muskulatur des Postabdomens. Zum Skelett vgl. Abb. 38—43.

44—46: Muskeln der linken Hypopygiumhälfte.

47: Rechte Hypopygiumhälfte mit 3 Muskeln.

48: Muskulatur der Segmente 7 und 8.

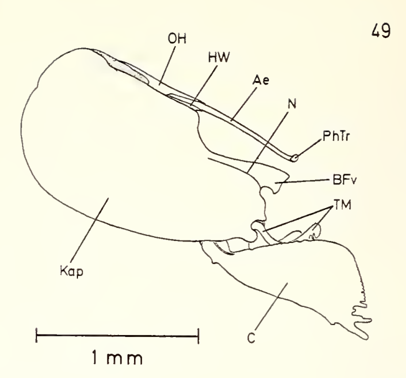



Abb. 49: *Dolichopus ungulatus* ♂, Hypopygium in lateraler Außenansicht, von rechts.

Abb. 50—53: *Dolichopus ungulatus* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett.

50: Schnittführung in der Medianebene.

51: Aedeagus mit Samenspritze, Dorsalanhang, Wand der inneren Genitalkammer und ein Teil des Proctiger und der benachbarten Membran entfernt.

52: Zusätzlich entfernt: Proctiger mit Cercus und die membranösen Teile mit Ausnahme eines kleinen Bezirks an der Basis von Telomer und apikoventralem Fortsatz; aus der Zugplatte ist ein Streifen herausgeschnitten.

53: Genitalkapselhälfte mit Telomer. Gegenüber Abb. 52 sind entfernt: abgegliederte Teile des Hypandriums einschließlich Hypandriumbrücke und Aedeagus-Stützrohr, Zugplatte und Membranrest.

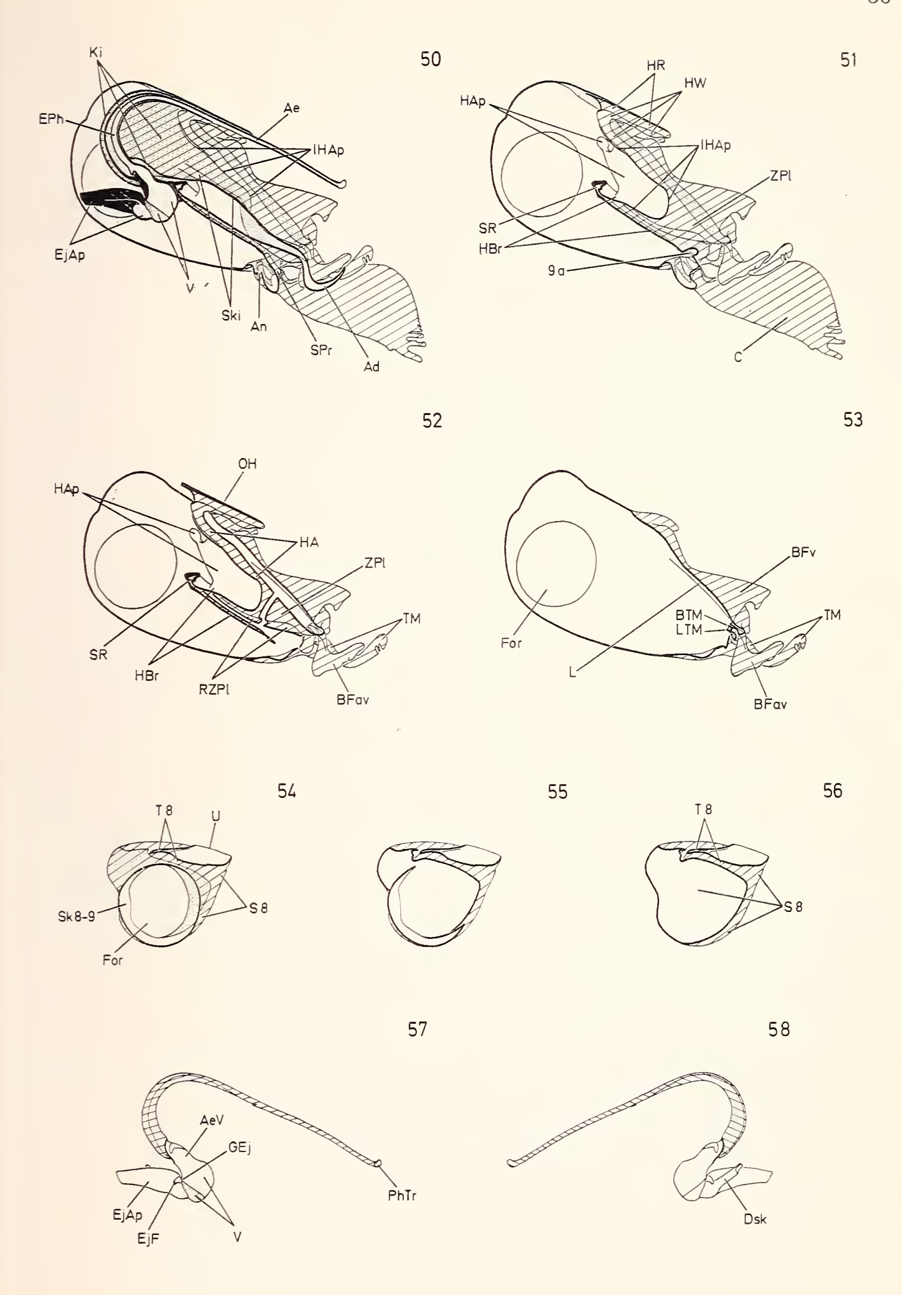
Abb. 54—56: *Dolichopus ungulatus* ♂, Skelett des 8. Segments in gleicher Orientierung wie Abb. 50—53.

54: mit Membran und Sklerit der folgenden Intersegmentalregion.

55: Membran entfernt.

56: Sklerit der Intersegmentalregion zusätzlich herausgeschnitten.

Abb. 57—58: *Dolichopus ungulatus* ♂, Aedeagus mit Samenspritze, entlang des Ansatzes der Membran der inneren Genitalkammer (dicke Linie) herausgetrennt, Ansicht von rechts (57) und von links (58).


50
Ki
EPh
Ae
IHAp
EjAp
V
Ski
An
SPr
Ad
51
HR
HW
HAp
IHAp
ZPl
SR
HBr
9a
C
52
OH
HAp
HA
ZPl
TM
SR
HBr
RZPl
BFav
53
BFv
BTM
LTM
TM
For
L
BFav
54
T8
U
Sk8-9
S8
For
55
56
T8
S8
57
AeV
GEj
EjAp
EjF
V
PhTr
58
Dsk

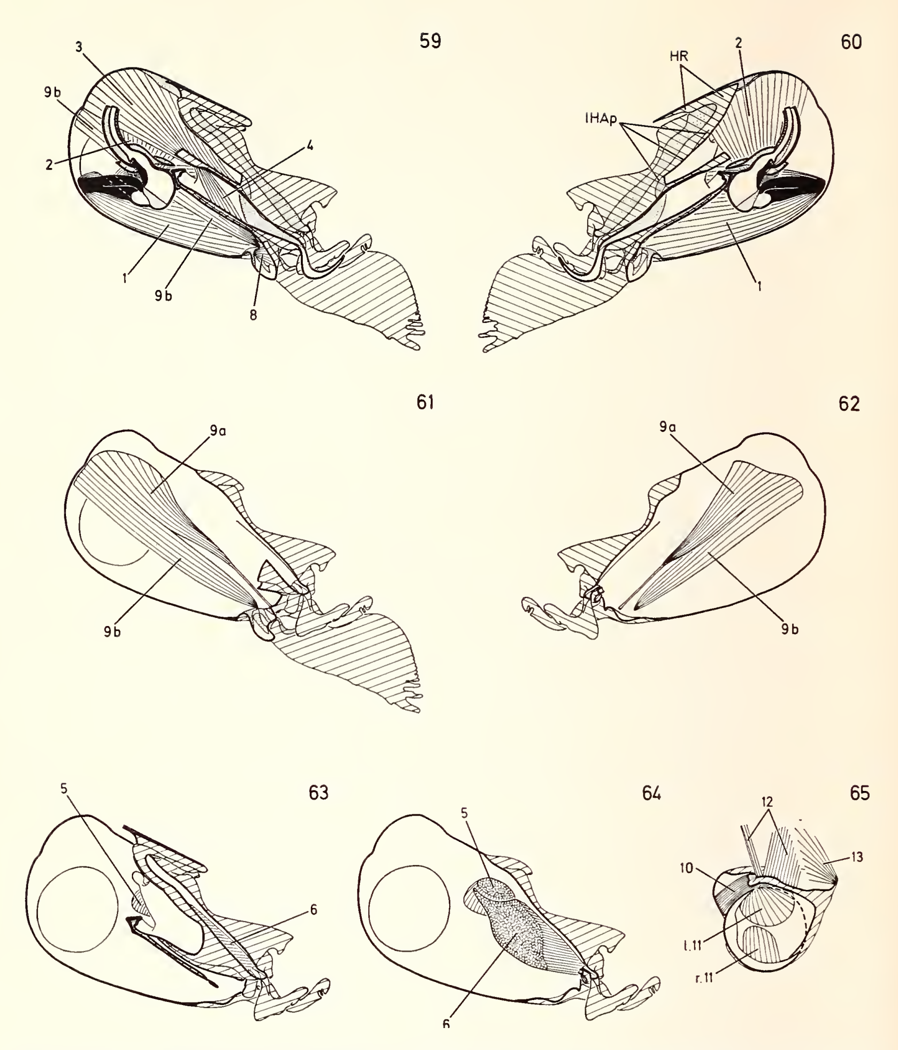



Abb. 59—65: *Dolichopus ungulatus* ♂, Muskulatur des Postabdomens. Zum Skelett vgl. Abb. 50—56.

59, 61, 63, 64: Muskeln der linken Hypopygiumhälfte.

60, 62: Rechte Hypopygiumhälfte mit Muskeln.

65: Muskulatur der Segmente 7 und 8.

Zeitschrift/Journal: Bonner zoologische Monographien

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Ulrich Hans

Artikel/Article: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale 1-60